

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE MONTPELLIER

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

(MENTION SCIENCES)

PAR

V. G. Phatak

M. Sc. (Bombay)

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR UNE ESPÈCE D'EQUISETUM RENCONTRÉE DANS
LA PRÉSIDENTENCE DE BOMBAY (DEKKAN).

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **Mai 1935,**
devant la Commission d'examen :

MM. PAVILLARD.....	<i>Président.</i>
MATHIAS.....	<i>Examineurs.</i>
BENOIT.	

MONTPELLIER

IMPRIMERIE CH. DEHAN, 5, RUE DE LA VIEILLE-INTENDANCE
IMPRIMEUR DE L'UNIVERSITÉ

1935



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555203_0082

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE MONTPELLIER

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER
(MENTION SCIENCES)

PAR

V. G. Phatak

M. Sc. (Bombay)

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR UNE ESPÈCE D'EQUISETUM RENCONTRÉE DANS
LA PRÉSIDENTIE DE BOMBAY (DEKKAN).

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **Mai 1935,**
devant la Commission d'examen :

MM. PAVILLARD.....	<i>Président.</i>
MATHIAS.....	} <i>Examineurs.</i>
BENOIT.....	

MONTPELLIER

IMPRIMERIE CH. DÉHAN, 5, RUE DE LA VIEILLE-INTENDANCE
IMPRIMEUR DE L'UNIVERSITÉ

1935

FACULTÉ DES SCIENCES
DE
L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

MM.

<i>Doyen</i>	M. GODECHOT, Professeur de Chimie.
<i>Doyen honoraire</i>	DAUTHEVILLE.

Professeurs honoraires. . . { FABRY, DUBOSCQ, CURIE, BEAULARD DE
LENAIZAN et E. BATAILLON.

Maîtres de Conférences honoraires..... VOULMIER, DE ROUVILLE,
et MOURGUES.

	Joseph BLAYAC.....	Géologie.
	J. PAVILLARD.. ...	Botanique.
	J. CABANNES.....	Physique.
	G. REBOUL.....	Physique.
	F. TURRIÈRE.. ...	Mécanique rationnelle.
	P. HUMBERT.....	Mathématiques pures.
<i>Profes curs.</i>	E. CHATTON.....	Zoologie.
	E. GAY.....	Chimie.
	J. SOULA	Mathématiques.
	J. CARRIÈRE.....	Chimie.
	R. JACQUES	Mathématiques.
	J. DURAND	Chimie.
	CH. BOUHET.....	Minéralogie.



Maître de Conférences..... P. MATHIAS..... Zoologie.

Secrétaire.....	G. DONAT
Secrétaire honoraire.....	L. DUBOIS

MEMBRES DU JURY

MM. PAVILLARD, *Président*.
BENOIT. . } *Examineurs*.
MATHIAS. }

À la Mémoire de

MADAME V. PHATAK

décédée le 23 mars 1935, à Baroda (Inde),
pendant mon séjour à Montpellier.

V. PHATAK.

RECHERCHES
SUR
UNE ESPÈCE D'EQUISETUM
RENCONTRÉE
DANS LA PRÉSIDENTE DE BOMBAY-DEKKAN

CHAPITRE PREMIER

INTRODUCTION

Ce travail, sur une espèce d'*Equisetum* vivant dans le Dekkan, fut entrepris quand j'eus tout d'abord noté les remarquables variations présentées par un *Equisetum* rencontré à Pashan, près de Poona, et qui croît sur les rives de la rivière Chandra-bhaga à Pandharpur.

A ma connaissance, cette plante n'est pas très fréquente dans la présidence de Bombay. Des recherches montrent qu'une variété d'*Equisetum* est trouvée à Cutch (dans le Sind). Le R. P. BLATTER l'avait recueillie et envoyée à Calcutta à fin d'identification, mais j'ai appris qu'elle est encore indéterminée. Il y a encore un lieu dans le district de Belgaum, connu sous le nom de Tumuri où pousse une variété locale. On peut voir des échantillons d'herbier, de cette variété, au Collège d'agri-

culture de Poona. La plante n'a pas reçu de nom. Il y a un autre spécimen dans le même herbier, qui semble aussi ne pas avoir été identifié, car il a été étiqueté « *Equisetum* provenant de Pashan ». J'ai aussi recueilli et étudié l'*Equisetum* croissant à Pandharpur sur les rives de la rivière Chandrabhaga.

Les premiers botanistes qui ont travaillé sur la flore indoue semblent n'avoir prêté qu'une très petite attention aux Ptéridophytes. Daniel OLIVIER (21) décrit l'*Equisetum diffusum* comme l'espèce la plus commune des montagnes de l'Inde, espèce très voisine d'une espèce européenne commune : *Equisetum palustre*. D'autre part, BAKER J.-G. établit que l'*Equisetum debile* est l'espèce trouvée dans l'Asie tropicale depuis l'Himalaya et l'île de Ceylan vers l'Est et que l'*Equisetum diffusum* est une autre espèce de l'Himalaya central et oriental. ROXBURGH a limité ses observations aux plaines gangétiques du Bengale et a trouvé que l'*Equisetum debile* est la seule espèce qui s'y trouve. STEWART J.-L. (30) a travaillé sur la flore du Pendjab, et a confirmé presque entièrement les observations de BAKER et de ROXBURGH. HOOKER (16) a étudié les fougères de l'Inde, mais il a laissé les recherches sur les autres Ptéridophytes à d'autres auteurs éminents, dont quelques-uns ont déjà écrit des monographies sur certaines d'entre elles. D'autres floristes ont seulement fait allusion aux Fougères en général, mais n'ont pas décrit l'*Equisetum*. Seuls le professeur S. R. KASHYAP (18, 19), de Lahore et son élève, M. L. SETHI (26) ont étudié, en détail, l'*Equisetum* croissant dans le Pendjab.

Pratiquement, il n'y a personne, de ce côté de l'Inde qui ait travaillé sur les *Equisetum* dans cette province (Presidency). Ainsi qu'il a été déjà dit, l'échantillon d'herbier du Collège d'agriculture n'a pas été nommé. Il est simplement appelé « *Equisetum* de Pashan » ou « *Equisetum* de Tumuri ». De même les spécimens récoltés par le R. P. BLATTER sont encore indéterminés.

Ainsi on peut voir qu'aucun travail approfondi ne semble avoir été fait sur les *Equisetum* du Dekkan.

Avant d'entrer dans l'exposé de mes recherches personnelles, j'ai le devoir de remercier très vivement M. le professeur PAVILLARD, directeur de l'Institut de botanique de l'Université de Montpellier, pour la complaisance avec laquelle il a bien voulu m'accorder toutes les facilités nécessaires pour mener à bonne fin mon travail. Non seulement j'ai pu bénéficier de toutes les ressources du laboratoire de recherches de l'Institut de botanique, mais M. PAVILLARD ne m'a pas ménagé ses conseils et ses critiques judicieuses et m'a été d'un précieux secours pour la mise au point du texte français de mon Mémoire.

La plante de Pashan fut signalée pour la première fois, en 1904, par le professeur BHIDE du Collège d'agriculture, maintenant à la retraite ; elle fut, ensuite, cultivée dans notre Jardin botanique en 1906, et s'y est maintenue jusqu'à ce jour. Au cours de mes observations, j'ai trouvé que la plante présente un certain nombre de différences morphologiques intéressantes avec l'*Equisetum debile* décrit par ROXBURGH. Ces différences, aussi bien que la situation particulière et isolée dans laquelle il croît à Pashan, m'ont conduit à étudier son développement dans le but de le comparer avec l'*Equisetum debile* et de trouver, si possible, s'il s'agit d'une espèce différente, tout au moins d'une variété différente de la même espèce.

Ce travail est consacré principalement à l'*Equisetum* de Pandharpur et de Pashan, ainsi qu'à celui qui croît dans notre Jardin. Pour faciliter les observations, la plante devrait être cultivée dans des endroits différents, de telle sorte que les aspects respectifs du gamétophyte et du sporophyte puissent être étudiés à temps opportun. On doit noter ici que le gamétophyte n'a jamais encore été trouvé à l'état naturel à Pashan, ce qui est très particulier en soi. J'ai cependant trouvé des prothalles croissant à l'état sauvage dans la nature à Pandharpur et, après comparaison, ils se sont montrés exactement semblables à ceux qui se développent à partir des spores de Pashan.

MATÉRIEL ET METHODES

1° Localisation. — Mon premier but fut de trouver les localités où l'*Equisetum* se développe spontanément, j'ai choisi Pandharpur, Pashan et son voisinage ; j'ai fait une courte visite à Tumuri, près de Belgaum, pour observer et récolter du matériel, mais j'ai principalement borné mes observations à l'*Equisetum* de Pandharpur et de Pashan.

2° Culture du sporophyte et du gamétophyte. — J'ai, d'abord, porté mon attention sur la plante elle-même. J'ai dû cultiver le sporophyte aussi bien que le gamétophyte, dans des endroits différents, l'un dans le jardin botanique annexé à notre Collège, le deuxième dans une pièce de terre immédiatement en dehors de notre laboratoire de biologie, le troisième dans le laboratoire lui-même.

3° Observations morphologiques sur le sporophyte. — La morphologie externe du sporophyte a été abordée en premier lieu ; d'assez nombreuses différences peuvent être constatées à l'égard des organes de la plante (dimensions, durée, structure, apparition et disparition, etc.). Ces différences ont été observées non seulement dans les plantes croissant dans des localités différentes, mais aussi dans des plantes de la même localité à diverses époques de l'année ; quelques-unes des différences ont été reconnues comme déterminées par les conditions écologiques.

4° Observations morphologiques sur le gamétophyte. — Les observations sur la forme gamétophytique de la plante furent poursuivies sur les prothalles issus de la germination de spores dans le laboratoire, aussi bien que sur ceux formés dans des conditions naturelles sur la pièce de terre immédiatement en dehors du laboratoire. Mes efforts pour trouver des

prothalles à Pashan dans son entourage naturel ont été jusqu'ici infructueux ; mais j'ai trouvé de très grands spécimens de prothalles d'*Equisetum*, à l'état sauvage à Pandharpur et ils sont tout à fait semblables à ceux que j'ai cultivés.

5° Etude microtomique du sporophyte et du gamétophyte. — Dans le but d'étudier la structure interne du sporophyte et du gamétophyte, ainsi que leurs différents organes, j'ai dû recourir à la technique microtomique. Les méthodes que j'ai employées sont surtout des modifications de celles d'auteurs éminents dans le but d'obtenir l'effet désiré. En plus de la simple et double coloration employées, j'ai utilisé, dans quelques cas, la triple coloration. Dans quelques cas, j'ai employé la méthode appelée « cooking method » (la cuisson), pour faire ressortir les chromosomes de façon plus nette.

La méthode de la térébenthine de Venise fut utilisée pour l'étude de la germination des spores. Les méthodes que j'ai utilisées dans le cas du sporophyte étaient notablement différentes de celles utilisées pour le gamétophyte, je les étudierai séparément.

Sporophyte : fixation. — Le matériel a été fixé sur place, dans des fixateurs comme le Flemming faible, le sublimé, l'alcool absolu, etc. Mais le fixateur que j'ai employé dans la majorité des cas, pour le sporophyte (tiges, racines, épis, etc.), a la composition suivante et il s'est montré le meilleur fixateur pour ce matériel.

Acide chromique.....	5 gr.
Acide acétique cristallisable..	1 cm ³
Eau	100 cm ³

A cause d'un certain nombre de lacunes aérifères présentées à l'intérieur de la tige et du rhizome d'*Equisetum*, le matériel ne s'immergeait pas dans le fixateur ; il fallait donc le placer sous pression réduite, dans le but de chasser l'air enfermé dans les

lacunes. Les épis cependant durent être coupés en petits fragments avant la fixation. Un lavage de 24 heures était suffisant pour enlever toutes traces d'acide chromique. Le matériel était alors passé dans la série ordinaire d'alcools. Le matériel était complètement déshydraté en changeant l'alcool absolu deux ou trois fois. Le liquide éclaircisseur employé était invariablement le xylol. On a toujours employé la paraffine fondant à 56°-58° centigrades.

Colorants. — L'hématoxyline ferrique de Heidenhain fut employée très souvent et a donné les meilleurs résultats. Elle s'est montrée très efficace, spécialement dans l'étude du développement des spores, en colorant les chromosomes en bleu foncé et les fibres du fuseau plus légèrement. La safranine seule fut souvent employée, pour colorer les coupes dans les épis et elle a donné des résultats très satisfaisants et une bonne différenciation.

En général, l'hématoxyline ferrique de Heidenhain, l'hématoxyline de Delafield, la safranine et le violet de gentiane, furent employés pour les colorations simples. Ils furent employés aussi dans des combinaisons telles que hématoxyline de Delafield avec orange G, safranine avec bleu d'aniline. La triple coloration de Flemming, safranine, violet de gentiane, orange G, fut aussi essayée. Les chromosomes furent nettement mis en évidence par la méthode par cuisson (cooking method).

Gamétophyte. — Le fixateur qui s'est montré le meilleur est une modification du Flemming faible.

Acide chromique.....	1 gr.
Acide acétique cristallisable..	3 cm ³
Eau.....	300 cm ³

Les prothalles demeuraient dans le liquide fixateur pendant 12 heures. Le lavage durait ensuite pendant environ 24 heures, de manière à éliminer toute trace d'acide chromique.

Le lavage présentait de nombreuses difficultés, pour les premiers stades, les spores ayant des dimensions minuscules. Mais le procédé de décantation ordinaire, sous un microscope, s'est montré le plus efficace. Le matériel était alors passé dans la série ordinaire des alcools, et soumis aux procédés ordinaires d'éclaircissement. Dans ce cas aussi, le xylol fut le seul agent d'éclaircissement employé. La pénétration des prothalles par la paraffine pouvait être achevée en deux heures. On employait toujours de la paraffine à point de fusion 56°-58° cgr. Les autres opérations sont les mêmes que celles utilisées pour le sporophyte.

Méthode à la térébenthine de Venise. — Dans le but d'étudier les prothalles dans leurs plus jeunes stades de développement, il fallait les monter en entier, j'ai dû par conséquent avoir recours à la térébenthine de Venise, méthode qui a donné les meilleurs résultats possibles. La térébenthine de Venise ne devient pas aussi dure que le baume du Canada. Mais si les lames sont manipulées délicatement, il n'y a pas de meilleur matériel monté que celui-ci, employé pour des structures aussi délicates.

Colorants. — En ce qui concerne les coupes microtomiques, j'ai toujours utilisé l'hématoxyline ferrique de Heidenhain qui a donné de très bons résultats. Mais pour observer la germination des spores, en plus de la coloration mentionnée ci-dessus, quelque peu difficile à manier, en raison des dimensions minimes du matériel et du lavage prolongé qu'elle entraîne inévitablement, j'ai surtout employé le rouge de Magdala. L'hématoxyline de Delafield donne aussi de bons résultats. La double coloration au rouge de Magdala et violet de gentiane fut aussi employée, mais le rouge de Magdala employé seul, donne de très bons résultats, colorant le noyau et les plastides en rouge éclatant; voilà pourquoi, j'ai préféré utiliser les colorations simples pour ces derniers. Les prothalles âgés, devenus assez volumineux pour être vus à l'œil nu, ont été colorés par l'hématoxyline de Delafield ou par l'hématoxyline ferrique seules.

LOCALISATIONS

Pandharpur. — La plante croît à l'état sauvage sur les rives de la rivière Chandrabhaga à Pandharpur. A cet endroit la rivière forme une sorte de croissant, en faisant un coude. Le sol est une terre alluviale riche et, chaque année, un matériel terreux meuble est apporté et déposé par les eaux de la rivière sur les berges. De cette manière toute la surface dans son voisinage est très fertile. *L'Equisetum* croît non seulement sur ses bords, mais aussi dans les champs à une distance de plus d'un mille des rives actuelles de la rivière.

Sur les rives, les plantes sont très grandes et fortes, et peuvent atteindre une hauteur d'environ cinq pieds, étant soutenues par le reste de la végétation. Quand on s'éloigne des rives, on rencontre des plantes plus petites et rabougries. Au lieu de donner tous les détails se rapportant à leurs dimensions, etc..., d'après leur entourage, je préfère décrire la localité de Pashan en détail. Dans ce dernier cas, en effet, sur une surface très restreinte, les plantes montrent des différences frappantes, et comme la station est artificielle les différences peuvent être facilement expliquées.

Pashan : topographie et situation. — L'aire, dans laquelle les plantes ont été trouvées, est située près du réservoir de Pashan, nappe d'eau artificielle, formée principalement par une digue placée en travers de la petite rivière « Le Ram ». Cette rivière Ram prend sa source dans une vallée près d'un village, à quelques sept milles à l'Ouest-Sud-Ouest de Pashan, et coule vers le Nord pour se jeter dans la rivière « Mula ». Ce réservoir d'eau est limité d'un côté par une digue artificielle, en direction Nord-Sud. De tous les autres côtés, il est enfermé dans une série de monticules, sauf en un point, à partir duquel coule la rivière.

Les plantes furent recueillies dans trois stations séparées, marquées A, B, C, dans la figure n° 1, et situées à la base de la digue. Il est, cependant, très intéressant de noter que ces trois stations, presque alignées à la base de la digue, paraissent être distinctement séparées l'une de l'autre, en sorte qu'aucune trace d'*Equisetum* ne se rencontre dans les portions intermédiaires. Chacun de ces emplacements a sa physionomie caractéristique propre, qui peut être résumée comme il suit :

Des trois régions A, B, C, A et B sont du côté Nord du lit primitif D de la rivière, tandis que C est sur le côté Sud. B est presque au voisinage immédiat du lit lui-même, tandis que A est situé au delà de B, vers le Nord (figure n° 1).

A. — Cet emplacement est de formation très récente, il est en rapport avec la portion basale de la digue, qui fut seulement construite en 1865. La digue fut bâtie en utilisant la terre des champs qui devaient être inclus dans le réservoir. Sa hauteur maximum est de dix pieds et sa hauteur minimum de cinq. C'est pourquoi toute la végétation qui croît sur cette partie de la digue, doit être pratiquement la même que celle qui vivait à l'origine sur ces rives de la rivière et dans les champs. Onze ans après cependant, vers 1876, la quantité d'eau fut trouvée insuffisante. La digue primitive fut surélevée et étendue à la fois au Nord et au Sud. La terre employée alors, pour surélever la digue, fut celle de la rive et des champs du côté Est de la digue. Celle-ci fut aussi relevée, uniformément, de 6 pieds de hauteur. De telle sorte qu'à présent la hauteur maximum est de 16 pieds tandis que le minimum est de 11. L'ancienne végétation, qui vivait sur la digue, fut ainsi recouverte par la terre surajoutée, qui favorisait la propagation de la végétation qu'elle contenait. Il est probable que seules les plantes capables de se développer en milieu souterrain, au moyen de rhizomes, ont survécu à ce traitement. C'est à la base d'une telle digue que l'emplacement A est localisé.

Il est de beaucoup le plus étudié et il est caractérisé par une croissance vigoureuse de la végétation qui s'y trouve. Le sol

est le sol noir dominant dans le Dekkan. L'eau filtrant à travers la digue est recueillie et conduite dans un grand nombre de petits canaux artificiels, creusés dans le sol voisin de la ligne de base de la digue et tracés à angle droit avec cette dernière. Ceux-ci à leur tour s'ouvrent dans un nouveau canal, parallèle à la digue, mais à quelque distance. Il se jette enfin dans le lit primitif D de la rivière (fig. 1). Le sol, en ce point, est très humide, ainsi qu'en témoigne la croissance luxuriante et spontanée d'Hélophytes tels que *Fimbristylis* et *Saccharum spontaneum*, etc., qui vivent en association serrée, largement mélangées aux plantes d'*Equisetum*. Je pense que la nature humide du sol dans cette station est principalement due au réseau de canaux décrits ci-dessus, qui dans cette localité recueillent une grande quantité d'eau. Cette abondance d'eau, combinée avec la nature favorable du sol, a contribué à la croissance vigoureuse et saine de la végétation qui y est localisée. Cet emplacement cependant abonde en vers de terre qui remuent continuellement le sol, enterrent sous leurs déjections toute végétation thalliforme superficielle et empêchent ainsi son développement.

B. — L'emplacement B semble aussi avoir une formation artificielle comme l'aire A. On peut le considérer comme une sorte d'arc boutant artificiel, soutenant le mur de maçonnerie qui a été construit à travers le lit primitif de la rivière, à la suite de ceux qui ont été englobés dans la construction elle-même. Il est à peine besoin de dire que sa végétation correspond exactement à celle de la rive Nord du lit initial de la rivière Ram et des champs voisins dont la terre semble avoir été utilisée pour cet objet. Le sol de cette qualité est noir, lui aussi, et semblable à celui de l'emplacement A. L'eau disponible n'est pas superficielle; elle se trouve à une profondeur d'environ 6 pieds, et un puits d'épreuve, creusé n'importe où dans cette région, montre un accroissement graduel de l'humidité du sol, à mesure qu'on descend. Ainsi l'eau peut être obtenue effectivement à une profondeur de 6 pieds.

Les plantes qui possèdent des rizhomes ayant des tendances hygrophiles, croissent là en grande abondance. Mais celles qui ne possèdent pas de tels rizhomes, sont simplement des plantes de surface. La conséquence naturelle de cette constitution du sol est que la végétation est très pauvre et rabougrie, comme le prouve le développement exagéré de plantes telles que les Graminées. Elle est aussi caractérisée par une formation hâtive des organes reproducteurs, et par une vie très courte, d'environ deux mois, pendant les moussons actives. La pérennité est cependant assurée par des rhizomes souterrains verticaux ou obliques. On voit ainsi que cette végétation est presque entièrement du type appelé « éphémère » qui montre une période d'activité courte, suivie d'une longue période de repos, déterminée par la continuité des conditions défavorables.

C. — Il se trouve placé sur la rive sud du lit de la rivière (D). Il est de nature sablonneuse et poreuse, et il reste humide grâce à l'apport constant d'eau, provenant du lit de la rivière (D). Cette nature sablonneuse du sol est favorable au développement des organes souterrains des plantes en général, mais ne peut pas être avantageusement comparée avec l'emplacement A, qui, par la présence de son sol noir, procure nécessairement une provision abondante de matériaux nutritifs, favorisant la croissance vigoureuse des plantes aériennes. On doit cependant noter que si les vers de terre empêchent la croissance de la végétation thalliforme en A, ce sont les crabes qui, par leurs habitudes fouisseuses dans le sable, empêchent également le développement de plantes analogues ou de parties de plantes dans cette station. Quand on le compare à B, cependant, les conditions favorables permettent ici une croissance plus vigoureuse et plus robuste de la végétation.

CULTURE DU SPOROPHYTE ET DU GAMÉTOPHYTE

Quelques plantes ont été cultivées artificiellement a deux ou trois endroits différents, avec des conditions différentes.

1° Jardin botanique. — Quelques individus furent plantés sur une pièce de terre, à l'intérieur du Jardin botanique annexé à notre Collège, dans l'année 1906. Le sol est du type normal que l'on rencontre dans les jardins. Les plantes sont cependant protégées de l'insolation directe et des vents contraires, s'il y en a, par le feuillage des grands arbres vivant tout autour. On l'arrose constamment, comme une plante de jardin.

2° Laboratoire de biologie. — Une deuxième parcelle de terre, placée vers le côté nord du laboratoire de biologie, fut aussi utilisée pour la culture de ces plantes. Cette parcelle est formée d'alluvions amenées de la rive de la rivière Mula, près du pont de Dapodi ; elle est abondamment arrosée de façon à la maintenir constamment humide. Cette surface est généralement ombragée pendant toute l'année, excepté pendant quelques mois, où elle est directement exposée au soleil, chaque jour, pendant quelques heures. Cette parcelle a été disposée en pente de façon à assurer son propre drainage.

3° Tuiles cannelées. — Elles ont été employées pour étendre sur elles les milieux. Dans le but d'assurer un drainage complet, sans influencer l'humidité des milieux, une couche de sciure était étendue directement sur les tuiles. Sur cette sciure, une mince couche de brique rouge pilée était disposée, et recouverte à son tour par une couche épaisse du milieu particulier employé. Les milieux employés furent de trois sortes, à savoir : 1° le sol caractéristique noir de Pashan, où la plante se développe actuellement ; 2° Le sol alluvionnaire de la berge de la rivière Mula près du pont de Dapodi... ; 3° De la poudre fine de brique.

Dans le but d'empêcher une production considérable d'organismes indésirables, les milieux étaient préalablement stérilisés par chauffage, à une température 110° C.

CHAPITRE II

OBSERVATIONS MORPHOLOGIQUES SUR LE SPOROPHYTE

GÉNÉRALITÉS

Comme on l'a déjà décrit, les plantes croissent, à Pashan, dans des lieux différents nommés A, B, et C. On conviendra de décrire respectivement comme *Equisetum A*, *Equisetum B*, *Equisetum C*, les plantes d'*Equisetum* croissant dans les emplacements A, B et C. Les plantes se développant dans le jardin botanique seront décrites comme plantes de jardin D., et celles près du Laboratoire de Biologie, comme les plantes de jardin E.

Toutes ces plantes diffèrent les unes des autres dans leur morphologie aussi bien que dans leur comportement à un tel point que je me propose de traiter séparément leurs observations morphologiques. Mais avant d'agir ainsi, je donnerai ci-dessous un aperçu général de la morphologie externe applicable à toutes ces plantes.

Les plantes sont pérennantes, de dimensions moyennes et herbacées. Les parties aériennes et souterraines de la plante montrent des activités différentes, dans le cours de leur vie. La tige souterraine est du type du rhizome rampant, qui court horizontalement à une profondeur caractérisée par une abondante réserve d'eau. Ils sont lisses, articulés, creux et de couleur brun foncé. Ils croissent en général par leur point végétatif apical, et dans leur course donnent naissance par des ouvertures en fissure (split-openings), à des branches solitaires, dressées, qui se rendent

directement à la surface du sol et produisent les pousses vertes, caractéristiques des plantes, au-dessus de la terre. Ces branches sont un peu différentes des rhizomes, montrant, comme eux, un certain nombre de sillons, plus facilement reconnaissables dans beaucoup de cas sur les parties de la branche qui avoisinent la surface du sol. Comme les rhizomes, elles sont creuses et articulées ; elles s'allongent par un point de croissance apical. La couleur foncée, caractéristique du rhizome, se rencontre dans les parties inférieures des branches, mais dans leurs parties supérieures, près de la surface, elles prennent une teinte d'un brun rouge et tendent à reproduire, en direction basipète, un certain nombre de branches, qui se transforment en pousses aériennes. On doit noter cependant, que ces branches, qui doivent servir de pousses aériennes pour l'année suivante, forment un grand nombre de nœuds et d'entre-nœuds, tandis qu'elles sont encore sous terre, et restent là, à l'état de repos, attendant l'approche de la saison pluvieuse. Elles se développent alors d'un seul coup, et s'élancent hors du sol, par un simple allongement de leurs entre-nœuds.

Les rhizomes, aussi bien que les branches verticales, produisent des racines adventives, à partir de leurs ouvertures en fisure (split-openings). Le nombre des racines et leur position varient selon les nécessités, elles sont, en général, émises en disposition alterne, mais il n'est pas rare de trouver un paquet de racines produit par la moitié seulement de la circonférence du rhizome ou de sa branche. En plus des branches et des racines, des feuilles cataphyllaires sont produites aux nœuds, elles sont généralement membraneuses et de couleur brune. Mais dans le cas des branches verticales, il y a toujours tendance à former une gaine de feuilles comme celles des pousses aériennes ; la seule différence étant, que ces gaines foliaires prennent une couleur brune ou jaunâtre ; elles ne sont jamais vertes. Elles montrent aussi quelques différences dans la position des denticulations et dans la dépression des dents. On voit ainsi, que l'habitus souterrain du rhizome et de ses branches est prédisposé, par la nature, comme une sauvegarde contre les

conditions mauvaises. C'est, pratiquement, une sorte de pérennisation puisque ce sont ces branches et les rhizomes qui restent parfaitement vivants, alors que les pousses aériennes meurent, et qu'aucune trace de la plante n'est laissée en dessus du sol. Ainsi que je l'ai dit, au début de la saison des pluies, ce sont les branches dormantes qui se développent et se déploient comme plantes d'*Equisetum*.

Les pousses aériennes sont généralement creuses, avec des entre-nœuds finement articulés, tandis qu'à chaque nœud se produit un verticille de feuilles écailleuses, soudées entre elles latéralement et formant ainsi une gaine unique entourant la partie inférieure de l'entre-nœud supérieur. La surface externe des entre-nœuds montre la présence de côtes longitudinales parallèles avec un nombre correspondant de cannelures ou sillons. Les côtes des entre-nœuds se continuent dans les côtes de la gaine foliaire, et forment, au sommet de la gaine, un nombre égal de dents persistantes, longues, en forme d'alène, qui s'ajustent dans les sillons de l'entre-nœud contigu supérieur. De cette façon, les sillons d'un entre-nœud correspondent aux côtes des entre-nœuds adjacents. Sur chaque côté, existe une petite cannelure verticale simple, qui est appelée le sillon carénal. Il s'étend vers le haut jusqu'à l'extrémité de la dent immédiatement supérieure. Le sillon, plus large, qui commence dans l'échancrure des dents et court perpendiculairement vers le bas, pour rejoindre les petites cannelures (sillon carénal) de l'entre-nœud suivant, est appelé le sillon commissural.

Dans quelques échantillons, on a trouvé deux sillons indistincts sur la côte. Ces sillons se perdent dans les deux sillons latéraux de la dent supérieure. Le sillon central médian des dents ne semble pas se poursuivre par un seul sillon carénal, comme dans le premier cas noté ci-dessus, la partie médiane de la côte, dans de tels cas, étant presque en forme de dôme. Dans le cas de la première variété, les deux sillons latéraux de chaque dent se perdent dans les sillons commissuraux correspondant sur chaque côté.

Toute la surface des branches aériennes est marquée par la présence d'un très fin réticule, formé par les dépôts de silice. Ceci se reconnaît mieux dans un échantillon desséché d'herbier. Quand on les regarde en lumière réfléchie, ces branches montrent un très grand nombre de fils très minces transversaux, argentés, onduleux, se croisant entre eux, et formant ainsi un réticule. A des intervalles réguliers, sur chaque côté du sillon commissural, apparaissent deux ou trois rangées parallèles de points saillants, qui semblent prendre naissance dans les mailles de ce réseau. En quelques endroits, ces points semblent être rattachés transversalement, et former une sorte de ligne en zig-zag. Les dépôts de silice apparaissent comme de petites taches, translucides, blanches sur l'épiderme des coupes transversales.

Dans quelques sillons commissuraux, à la base des gaines foliaires, on trouve de petites papilles ovales, d'un brun clair, qui marquent les points où des ramifications peuvent se produire. Ces points correspondent presque aux ouvertures fissurales (split-openings), que j'ai observées dans le cas des rhizomes. Dans les branches plus âgées, à l'entre-nœud le plus inférieur, ces ouvertures fissurales se trouvent dans presque tous les sillons commissuraux, et sont caractérisées par la couleur brun foncé qu'elles prennent. Les branches secondaires ou tertiaires sont construites de même façon, mais sont très réduites sous tous les rapports, avec la différence que les gaines les plus basses des branches diffèrent des autres gaines des branches. Les branches sont également caractérisées par la présence de saillies très particulières en forme de mucron, qui se produisent à l'endroit de leur origine; chaque branche en possède une. Cette saillie est comme une petite papille d'une couleur blanc-jaunâtre, avec une direction presque opposée à celle de la branche elle-même. D'après leur développement ultérieur, qui se produit dans des occasions très spéciales, on peut dire que c'est un bourgeon dormant de racine.

Les épis sont toujours terminaux. Ils présentent une forme cylindrique au centre, mais aux deux extrémités prennent brusquement une forme de dôme aplati avec un mucron raide au

sommet. La gaine terminale est étroitement serrée contre la base de l'épi quand il n'est pas mûr, mais quand il est prêt à répandre ses spores, l'épi est soulevé au-dessus de la gaine par l'allongement de son court pédicelle. Parfois, les épis sporangifères possèdent une ou deux gaines en anneau dégénérées. Les sporophylles sont pédicellées, peltées et hexagonales. Le disque pelté de chacune d'elles a sa partie centrale fortement surélevée vers l'extérieur, tandis que les six côtés semblent des facettes inclinées vers le bord. Dans la partie centrale, surélevée, il y a une dépression nette, qui se colore en brun foncé à un état avancé. Du côté interne du disque, sont produits un certain nombre de sporanges tubuleux, dont le sommet est dirigé vers l'axe central de l'épi. Le nombre des sporanges varie de 6 à 8 (4 parfois) et ils contiennent des spores colorées en vert. Les sporanges s'ouvrent toujours par une simple fente ou suture longitudinale, sur leur bord interne, et forment ainsi une simple valve. Les spores elles-mêmes sont globuleuses et pourvues de deux élatères enroulées, qui permettent aux spores d'être emportées par le vent et qui en raison de leur nature hygroscopique ancrent les spores en groupe dans un lieu humide.

OBSERVATIONS PARTICULIÈRES

Equisetum A. — Les plantes localisées au point A montrent dans l'ensemble une croissance très vigoureuse. Les spécimens rencontrés ont été les plus forts et présentaient le maximum de dimensions et de développement. Une provision d'eau abondante était accessible à une profondeur de moins d'un pied ou 30 cm., les rhizomes souterrains horizontaux se rencontrant à une profondeur de 8 à 30 cm., au-dessous de la surface du sol. Les rhizomes sont lisses, creux, noirs ou brun foncé. Les branches dressées, qui sont produites, ont à se frayer un chemin à travers le sol sur une distance très courte. L'épaisseur du rhizome horizontal varie de 4 à 6 mm., et souvent ils présentent de 7 à

8 facettes. Les branches dressées ont une couleur brun clair et leur épaisseur est toujours inférieure à 2,5 mm. avec 6 à 7 facettes. Le rhizome horizontal, dans cet emplacement, possède des entre-nœuds très longs ; leur longueur varie toujours entre 3,5 et 5 cm. dans les échantillons pleinement développés, tandis que ceux des rhizomes dressés sont toujours inférieurs à 2,5 cm. Les racines sont aussi très longues, diversement ramifiées, elles peuvent atteindre une longueur de 10 cm. et jusqu'à 5 mm de diamètre.

La partie aérienne est dressée ; elle a toujours de 85 à 110 cm. de hauteur avec des entre-nœuds de 4, 5 à 6 cm. de long. Leur épaisseur varie de 2,5 à 4 mm. Les côtes et les sillons sont au nombre de 9 à 14, chacun ayant un nombre correspondant de dents. De chaque côté des sillons commissuraux apparaissent deux ou trois rangées parallèles de pointes dressées ou de piquants. Sur la côte, cependant, on n'observe pas de sillon carénal, et il ne peut être mis en évidence que dans la partie centrale de chaque dent. Il y a quelques raisons de penser qu'il existe de chaque côté de la côte, deux très petits sillons indistincts, que l'on peut considérer comme deux sillons carénaux.

La longueur de la gaine atteint toujours de 5 à 7 mm. et elle est étroitement serrée. Les dents sont en forme d'alène, avec une bordure membraneuse blanche et une seule rayure noire longitudinale, passant au milieu.

Les branches secondaires et tertiaires sont réduites sous tous les rapports, et le nombre des côtes et des sillons qu'elles possèdent est toujours compris entre 6 et 8. La longueur des entre-nœuds varie entre 1,5 et 3 cm. Les épis sont aussi très gros, leur longueur est comprise toujours entre 10 et 18 mm. au moment de la dissémination des spores. Quand les spores sont entièrement disséminées, la longueur atteint presque une fois et demie ce qu'elle était avant la dissémination. La largeur est de 4 à 6 mm. Le nombre des sporanges, présents sur chaque sporophylle, varie entre 6 et 8, et, comme d'ordinaire, ils s'ouvrent par une fente longitudinale sur leur face interne.

Les plantes dans cette localité ne montrent aucune tendance à la ramification dans leurs régions basales. Les branches sont localisées à la partie supérieure seule de l'axe. La localisation des branches dans les régions supérieures semble, cependant, due au fait que la croissance vigoureuse de la végétation spontanée dans cette station empêche la formation de branches dans les parties basses, qui restent toujours privées d'un brillant éclaircissement. Mais les plantes croissant dans les endroits où il n'y a pas une telle végétation dans leur voisinage immédiat, donnent des branches seulement dans les parties basales (fig. 2). La ramification semble être pratiquement du type des cymes. Les pousses aériennes, qui possèdent le caractère d'une branche reproductrice, se terminent par un épi. Deux ou trois branches naissent toujours, immédiatement au-dessous du sommet et se terminent elles-mêmes en épis (fig. 3 et 4). Ces branches secondaires peuvent à leur tour donner naissance à une seule branche tertiaire portant un épi (fig. 3 et 4). Les branches de deuxième ordre peuvent être du type hélicoïde ou du type scorpioïde, de telle sorte que cette ramification apicale présente l'apparence d'un verticille étoilé (fig. 3 et 4). Dans les cas où les branches sont produites par la partie inférieure, c'est-à-dire pas immédiatement au-dessous de l'épi terminal, elles se terminent nécessairement par un épi, mais ne portent jamais de branches tertiaires (fig. 3 et 4). Ces branches sont généralement produites en verticilles. Il y a généralement plus de trois branches à chacun d'eux, mais jamais plus de six (fig. 3 et 4).

Equisetum B. — Les plantes, localisées dans l'espace B, montrent en général un développement très pauvre et rabougri. Il n'y a pas superficiellement une grande quantité d'eau, mais un substratum très humide se rencontre à une profondeur d'environ 6 pieds. En conséquence c'est à une profondeur aussi grande, à plus de 6 pieds dans le sol, que l'on trouve les rhizomes horizontaux souterrains. Les rhizomes comme d'ordinaire sont lisses, creux et bruns foncé ou noirs. Les branches dressées doivent faire leur chemin à travers le sol et doivent s'élever

verticalement dans le sol, sur une longueur d'environ 10 pieds, avant d'atteindre la surface. L'épaisseur des rhizomes horizontaux varie de 3 à 6 mm. Les branches dressées sont presque construites de la même façon que les rhizomes horizontaux, et leur ressemblent en tous points: couleur, etc... Comme le substratum, à travers lequel elles doivent croître, est très compact, elles présentent une apparence noueuse, étant très comprimées à de courts intervalles. Ces branches sont généralement aussi fortes que les rhizomes horizontaux et sur leur trajet ascendant donnent des branches latérales. Elles changent leur couleur noire en brun clair, seulement quand elles atteignent la surface, et souvent ce changement de couleur ne se produit pas. Les entre-nœuds sont très courts, ayant toujours moins de 1 cm. Les branches souterraines, juste au-dessous de la surface du sol présentent souvent une allure en zig-zag, montrant clairement la nature compacte du sol, les rhizomes devant continuellement changer leur direction pendant leur ascension. Les racines sont très courtes et minces. La portion aérienne est dressée et généralement haute de 8 à 20 cm. avec des entre-nœuds de 2 à 3,5 centimètres. Leur épaisseur varie de 1 à 2 mm. Les plantes les plus fortes de cette localité peuvent atteindre une hauteur maximum de 28 cm. contrastant avec les grandes plantes de l'emplacement A, qui peuvent atteindre une hauteur de 110 cm. Les côtes et les cannelures sont au nombre de 9 à 10, chacune d'elles ayant un nombre correspondant de dents. Des deux côtés de chaque sillon commissural, apparaissent deux rangées parallèles de pointes ou aiguilles dressées, tandis que sur chaque côté on trouve un seul sillon carénal se perdant dans un sillon semblable sur la dent. Des deux côtés de ce sillon carénal, apparait une rangée de petites pointes dressées, dont quelques-unes semblent se pencher et pendre au-dessus du sillon. La longueur de la gaine est toujours comprise entre 4 et 5 mm et elle est toujours étroitement appliquée. Les dents ont une forme d'âlène avec une bordure blanche membraneuse, elles ont une seule rayure noire médiane longitudinale. Les branches secondaires sont réduites sous tous les rapports, et le nombre de

côtes et de cannelures qu'elles possèdent est toujours compris entre 6 et 7. La longueur des entre-nœuds varie de 1,5 à 3 cm. Les épis en général sont très petits, leur longueur étant habituellement comprise entre 5 à 10 mm. au moment de la dispersion des spores. La largeur est de 2 à 4 mm. Le nombre des sporanges rencontrés sur chaque soporophylle est de 6 à 8, et comme d'ordinaire ils s'ouvrent au moyen d'une fente longitudinale sur leur face interne.

Les plantes de cette localité donnent invariablement deux branches basales seulement. Les branches à la base des épis terminaux manquent le plus souvent. De ces deux branches une seule porte plus tard un épi tandis que l'autre, si elle existe, reste invariablement stérile. Dans la plupart des cas on a observé que seule une branche apparaît sous l'épi, l'autre n'apparaît pas, et si elle existe, elle se comporte de la façon décrite ci-dessus. Les branches produites vers la base ne sont jamais plus de trois, et sont le plus souvent stériles. Dans les cas où il n'en est pas ainsi, les épis apparaissent seulement après que l'épi terminal de l'axe principal a atteint son plein développement, ou quand l'axe principal est décapité accidentellement ou artificiellement. Les branches de troisième ordre manquent totalement.

La plante la plus vigoureuse de cette localité atteint une hauteur maximum de 28 cm. et n'a jamais plus de 2 mm. d'épaisseur. Il est très commun, dans cette localité, de rencontrer des plantes n'ayant que 8 cm. avec une largeur de 1 ou moins de 1 mm. portant des épis petits et uniquement terminaux. La période d'activité est exclusivement limitée aux deux mois de moussons vigoureuses. Après la dissémination des spores les branches qui sont produites sont très petites et très basses de sorte que la plante prend dans l'ensemble une apparence touffue. Ces pousses aériennes continuent à vivre jusqu'à la fin de janvier, après quoi toute trace de l'existence aérienne de la plante se perd, la plante survit par ses rhizomes souterrains. Elles entrent en activité immédiatement après les premières averses des moussons, et sont les pionniers de la végétation

luxuriante ; toutes les autres plantes apparaissent bien plus tard. Le comportement de ces plantes montre un phénomène très intéressant, attendu que dans cette localité elles présentent une forte tendance à la préservation de l'espèce avant la préservation de l'individu lui-même. Dès qu'elles ont l'humidité suffisante, les bourgeons dormant sur les rhizomes souterrains se mettent à croître aux dépens des matières de réserve emmagasinées et s'allongent très rapidement. Mais au lieu de tendre à l'accroissement du corps végétatif, les pousses nouvelles s'affectent immédiatement à la conservation de l'espèce : chacune porte bientôt un épi à son sommet, même quand elle a moins de 8 cm. en hauteur. De cette manière, au cours d'une brève période de deux semaines, la surface qui auparavant montrait une absence totale de végétation, se garnit partout de ces plantes chétives portant des épis terminaux ; l'activité de la plante est ainsi exclusivement limitée au développement complet de l'épi terminal d'une branche aérienne. C'est seulement après le développement complet de l'épi terminal central, que la plante commence à produire des épis sur des branches secondaires, s'il y en a, et si à ce moment toute la réserve nutritive est utilisée pour le développement de l'épi central, les branches restent nécessairement stériles. La production d'un seul épi fertile, sur une branche à la base de l'épi terminal, est due évidemment à la quantité limitée des aliments de réserve que la plante peut avoir à sa disposition.

L'aspect général et le mode de vie caractéristique montrés par la plante dans ces stations, doivent être attribués à la nature défavorable du substratum, comme on l'a signalé dans le chapitre consacré à la topographie et à la localisation.

Equisetum C. — Quand on les compare aux plantes croissant aux emplacements A et B, décrites ci-dessus, les plantes de cette aire se placent entre les deux. Elles ne sont pas aussi fortes que celles de l'emplacement A, elles ne sont pas aussi rabougries que celles de la surface B. Les plantes dans cette localité peuvent être décrites comme ayant de 20 à 35 cm. de

hauteur, et environ 2 mm. de largeur à la base. Elles deviennent très étroites vers le sommet, comparativement aux parties basales. Elles possèdent de 9 à 12 côtes, et les épis ont de 5 à 12 cm. de long. La ramification est invariablement basale quand la branche aérienne est dressée, il n'y a pas plus de deux à trois branches par nœud. Au cas où la tige est trainante, les branches peuvent être dressées d'un seul côté seulement. En général on peut observer que les tiges et les branches ont une tendance prépondérante à ramper et ainsi on rencontre souvent des tiges aériennes s'introduisant elles-mêmes dans le sable et devenant ainsi rhizomateuses. Elles produisent très peu d'épis et ceux-ci d'octobre à janvier. Les épis sont très petits et naissent seulement aux sommets des axes centraux ; les branches sont invariablement stériles. Aucune ramification ne se produit à la base de l'épi terminal, elle reste toujours simple.

Les racines sont très longues, ramifiées ; elles se produisent en verticilles sur les rhizomes ou aux nœuds d'une branche stolonifère. Quatre racines et même plus peuvent naître sur un verticille.

Le substratum sablonneux est favorable à la croissance des organes souterrains. Il n'est pas capable de retenir les matières nutritives superficiellement, mais en raison de sa nature poreuse, il est toujours drainé vers le bas de plus en plus profondément. C'est peut-être en rapport avec cela, que l'on trouve des rhizomes jusqu'à une profondeur de 5 pieds au dessous de la surface, là où ils peuvent trouver des matériaux nutritifs. Les rhizomes sont lisses, robustes, et s'étendent horizontalement. La branche issue d'un rhizome doit se frayer un chemin à travers le sable et en raison de la consistance lâche du substratum, elle monte droit et devient aérienne. La région souterraine porte des racines en verticilles aux nœuds. L'allure stolonifère de la plante peut être attribuée à la même cause. Le substratum étant pauvre en matériaux nutritifs, la plante doit accroître la région absorbante. La quantité ordinaire de racines n'étant pas capable d'apporter assez de nourriture, la plante prend la forme rampante, enterre ses

branches dans le sable, et produit des racelles dans les régions qui viennent en contact avec le substratum.

Chaque année, durant la saison des pluies, un peu de limon peut être déposé superficiellement sur le sable, et c'est lui qui est employé à faire une provision nouvelle de matériaux nutritifs. Par son port stolonifère, l'*Equisetum C* accroît non seulement sa région absorbante, mais trouve aussi de nouvelles conditions pour recueillir encore plus de matériaux nutritifs. Le port stolonifère de la plante n'a été observé que dans cette région seulement et lui paraît particulière.

Equisetum D. — Sporophyte de jardin. — En 1906, des plantes de l'emplacement A, à Pashan, furent transplantées dans le jardin botanique annexé à notre collège. Les individus de cette surface, tels qu'on les trouve aujourd'hui, sont caractérisés par leur développement appauvri. Les plantes sont extrêmement grêles, ayant toutes moins de 1 cm. de large. Elles se ramifient très peu, et quand elles le font, il n'y a jamais plus de deux branches par nœud. Il est très commun, dans cette localité, de rencontrer des plantes donnant une ou deux branches à chaque nœud depuis la base jusqu'au sommet. Mais on doit noter que toutes les branches sont stériles. Le seul épi qui soit produit par la plante, est celui qui apparaît au sommet de l'axe principal, et celui-ci reste toujours solitaire. Cette nature caractéristique de la plante est pratiquement due au sol sur lequel elle croît, aussi bien qu'au milieu environnant. Quand on la compare aux plantes de Pashan, elle semble être une variété distincte. Le sol où elle croît n'est pas le moins du monde inférieur à celui de la région A de Pashan. Il est protégé des ardeurs du soleil et des vents contraires par l'ombre des arbres qui l'entourent. On l'approvisionne en eau chaque jour.

Cet habitat particulièrement favorable provoque une très faible tendance à la reproduction, mais encourage seulement la croissance végétative, de telle sorte que la partie aérienne de la plante ne meurt jamais dans cet emplacement. Elle est aussi, à cause de cela, caractérisée par sa croissance relativement grêle que l'on

doit attribuer à l'absence de stade de repos. Dans tous les cas où les plantes traversent un stade de repos, elles emmagasinent une grande quantité de matières nutritives dans les rhizomes souterrains, en sorte que, les nouvelles pousses, produites à la saison pluvieuse suivante, peuvent compter sur cette provision ancienne aussi bien que sur celle qu'elles tirent de leurs propres racines. C'est probablement à cause de cela que les plantes de Pashan sont plus fortes que celles qui vivent ici. Il est également intéressant de noter la différence, au point de vue reproducteur, des plantes d'*Equisetum* de jardin et de celles de Pashan. Les plantes à Pashan, commencent généralement à produire des épis au début de la saison pluvieuse et continuent à le faire jusqu'à la fin de l'année, c'est-à-dire jusqu'en décembre, tandis que l'activité reproductrice de nos plantes de jardin est réduite à près de trois mois dans l'année immédiatement après la fin des moussons, c'est-à-dire d'octobre à décembre.

Plantes de jardin E. — Emplacement immédiatement à l'extérieur du Laboratoire de Biologie.

Il y a environ deux ans, des plantes de l'aire B de Pashan furent transplantées dans cet emplacement, dans le but de faire des observations sur la croissance du gamétophyte et du jeune sporophyte. Le terrain a été intentionnellement maintenu humide par de fréquents arrosages. De l'engrais nutritif fut aussi ajouté, de temps en temps, et j'ai pu faire des recherches sur le développement et la croissance du gamétophyte ; j'en donnerai plus loin une description. Le sporophyte, cependant, a montré des changements remarquables dans sa forme et son activité reproductrice. Les rhizomes, à Pashan, dans l'aire B (d'où ces plantes ont été transportées à cet emplacement E), sont de deux sortes, ainsi qu'il a été déjà observé. Ceux qui sont horizontaux, se rencontrent à une profondeur d'environ six pieds et sont presque lisses, tandis qu'il y a des milliers de rhizomes verticaux gagnant la surface, qui sont invariablement noueux ; mais, dans cet emplacement (immédiatement à l'extérieur du laboratoire), ils sont devenus parfaitement lisses, et montrent une tendance à

prendre la position horizontale. Les entre-nœuds sont, comparativement parlant, plus forts, plus robustes et plus longs. Les racines se produisent en verticilles à partir des nœuds, mais sont faiblement ramifiées. Les pousses aériennes montrent aussi une croissance plus vigoureuse. Si la plante la plus vigoureuse de l'aire B de Pashan atteint 28 cm. de long et 2 mm. d'épaisseur, les pousses aériennes de notre emplacement du laboratoire ont toujours plus de 40 cm. environ de hauteur et de 2 mm. d'épaisseur. Cependant elles ont perdu la position dressée et ont pris un port rampant. Il semble qu'il y ait tendance à la production de branches, à partir de la partie basale des pousses aériennes. Dans un très petit nombre de cas, on a observé des branches produites dans la région supérieure. Ainsi une provision accessible et abondante de nourriture et d'humidité a contribué à l'expansion végétale plus qu'à la propension reproductrice. Les plantes de Pashan sont bien connues comme utilisant le premier apport de nourriture et d'humidité pour la formation d'organes reproducteurs, l'activité végétative se manifeste après que la tendance reproductrice est satisfaite. Les plantes du laboratoire peuvent bien être comparées et opposées sous ce rapport à leurs sœurs de Pashan. Avec le changement d'habitat, elles sont assurées d'un apport permanent et continu de nourriture, chaleur, humidité, etc. . . , et n'ont produit, par conséquent, que les parties végétatives : Il y a une abondante et luxuriante poussée végétative ; nous ne trouvons aucune trace de reproduction. Sur la centaine de plantes qui vivent là, il y eut une seule pousse aérienne qui produisit un seul épi solitaire, terminal, au commencement de décembre 1923. Cet épi mesure 8 mm. de long, 2 mm. d'épaisseur. Les sporophylles sont hexagonaux et très pauvrement développées. Les sporanges sont aussi comparativement très petits, il y a sur chaque sporophylle une moyenne de 6 à 8 sporanges. Ceux-ci s'ouvrent par une fente longitudinale du côté interne. On peut donc voir que si les plantes de Pashan utilisent la première dose de nourriture pour former les organes reproducteurs, dès la première apparition des conditions favo-

rables, tandis que l'expansion végétative est rejetée à l'arrière-plan, leurs sœurs dans notre laboratoire étant toujours placées dans des conditions favorables donnent la préférence à la croissance végétative. C'est plutôt la tendance reproductrice qui est inactive.

CHAPITRE III

LA SPORE

Dans le but de rendre ce travail court et précis, je me propose de ne pas donner de détails sur le développement des spores. J'ai étudié le développement des spores en détail, il ne diffère en aucune façon du développement ordinaire des spores dans le genre *Equisetum*. C'est pourquoi je n'en donnerai que les stades les plus importants.

En étudiant la division en tétrade des spores, j'ai pu remarquer que le nombre des chromosomes dans la cellule-fille était certainement bien moindre que celui trouvé dans la cellule-mère des spores. Ceci m'a conduit à penser que la division réductrice avait pris place à la première division de la cellule mère de la spore, la deuxième division étant du type caryocinétiq ue ordinaire. Le nombre des chromosomes dans l'*Equisetum limosum*, ainsi que le certifie BONICKE, est de 45 à 50 dans le gamétophyte. BEER R. (3) a étudié le développement des spores d'*Equisetum*, il en a donné un exposé dans « New Phytologist », VIII, 11, 12, 13 ; il évalue le nombre des chromosomes de l'état haploïde à 115 dans *Equisetum arvense*. Dans mon spécimen, cependant, les chromosomes, au stade haploïde, ne paraissent pas dépasser le nombre de 50.

La Spore. — Les spores ont une structure unicellulaire avec une exospore bien définie, une endospore et une épispore surajoutée qui forme ce que l'on appelle les élatères, et permet aux spores d'être transportées par le vent. Le noyau est très confus et enveloppé dans le cytoplasme qui contient aussi une

grande quantité de grains de chlorophylle. La présence de chlorophylle dans les spores d'*Equisetum* les distingue nettement des autres plantes parmi les Ptéridophytes. Elle indique la présence de la fonction assimilatrice dans la spore qui est pour ainsi dire relativement pauvre en matières nutritives de réserve. D'autres spores, dans le groupe des Ptéridophytes, sont capables d'utiliser une nourriture ainsi accumulée et donner naissance au gamétophyte. L'*Equisetum* doit peut-être employer la première énergie à réaliser l'assimilation du carbone et avec la nourriture ainsi accumulée produire le prothalle. Les spores paraissent posséder la possibilité de produire aussi bien les prothalles mâles ou femelles, mais il semble n'y avoir aucune différence morphologique ou cytologique notable entre elles. Les chromosomes durant la sporogénèse n'ont pas semblé être plus de 50 environ, lorsqu'on les compte après la division réductrice, qui ainsi qu'on l'a remarqué plus haut, paraît prendre place à la première mitose. Le nombre exact des chromosomes n'a pu être déterminé, même en employant la méthode « par cuisson ». J'ai aussi essayé de trouver si l'on pouvait rencontrer quelque chromosome sexuel, mais le temps dont je disposais était trop court pour une telle sorte d'investigation. Ordinairement par la méthode de cuisson, les chromosomes deviennent très nets. Mais chez *Equisetum* le nombre des chromosomes eux-mêmes était en comparaison très grand, une telle recherche exige un effort très patient et persévérant.

Il ne sera pas déplacé de donner ici un court aperçu de cette méthode de cuisson élaborée pour la première fois par Von Hertiz. Une méthode de fixation des chromosomes, dans une cellule qui se divise activement, a été trouvée et employée par Von Hertiz (14). Cette méthode a été publiée dans « *Zeitschrift für Botanik* », Bd 18, 1926, sous le titre « Der Nachweis der Chromosomen. Vergleichende Studien über ihre Zahl, Grösse und Form im Pflanzenreich I. »

Le matériel est d'abord fixé au Carnoy (4 parties d'alcool absolu, 2 parties d'acide acétique cristallisable) en le plaçant dans cette solution pendant environ 12 heures. Il est alors dou-

cement étalé dans le carmin acétique (45 o/o d'acide acétique saturé à l'ébullition de carmin et filtré) sur une lame qui est alors doucement portée à l'ébullition sur une flamme. Les chromosomes paraissent intensément colorés, dans le plasma presque incolore, mêmes les plus petits chromosomes ressortent vivement. Si on a besoin d'une préparation immédiate, le matériel, après avoir été placé dans le fixateur, est doucement porté à l'ébullition, et maintenu pendant une demi-heure dans la solution, après quoi on peut le colorer par le carmin acétique ainsi qu'il a été dit ci-dessus. Cette première cuisson économe généralement 11 heures sans atténuer en aucune manière les résultats.

Les élatères sont attachées à la spore en un seul point. Elles sont placées parallèlement l'une à l'autre et ne se croisent pas. Chaque élatère n'est pas attachée à la spore par son milieu, mais par un point éloigné de celui-ci, en sorte que ses deux bras sont de longueur inégale. Extérieurement, il semble qu'il y a deux élatères fixées, une paire plus courte et une paire plus longue, mais la véritable disposition est celle qui a été décrite ci-dessus. Les élatères montrent aussi un grand nombre de nodules ou pointes fixées sur la face extérieure et qui s'en détachent dans l'eau. De tels nodules paraissent aussi fixés aux spores et c'est pourquoi il y a de bonnes raisons de penser qu'ils ont été produits par le reste du périplasme, après la formation par lui des élatères. Ce ne sont donc pas, sûrement, une partie des élatères (fig. 5).

Dans l'histoire de la vie d'*Equisetum*, la spore forme un important stade de transition. Avec sa formation, l'histoire de l'individu diploïde se termine. La spore est en quelque sorte le fourrier du gamétophyte. C'est en elle-même une cellule haploïde et comme telle, a été considérée par STRASBURGER et les autres, comme le premier terme de la nouvelle génération, ou gamétophyte. Quelques cytologistes, SHARP et autres, considèrent la spore comme la première cellule gamétophytique. Je pense que la spore est le producteur du gamétophyte et n'est pas le gamétophyte lui-même. Ici s'achève l'histoire du sporo-

phyte. Mon but est maintenant de donner un exposé du gamétophyte.

Germination de la spore. — Les spores entrent en germination dès qu'elles tombent sur le substratum et qu'elles rencontrent assez de nourriture, d'eau et de lumière, etc..... Des épis coupés le matin étaient gardés dans des tubes desséchés, jusqu'au soir, et les spores étaient alors répandues sur le milieu germinatif en secouant ces derniers. Les spores comme d'ordinaire passaient de la couleur gris-vert à la couleur vert foncé, dès qu'elles prenaient contact avec le substratum humide, et il fut remarqué qu'elles entraient en germination de la même manière que celles qui étaient semées immédiatement après avoir séparé les épis des plantes. Un certain nombre de spores mûres furent aussi enfermées dans des tubes desséchés rendus étanches à l'air. Aussi longtemps qu'elles sont sèches, elles gardent leur couleur normale gris-vert. Les spores ainsi enfermées furent semées sur un milieu germinatif, toutes les deux heures, et l'on trouva que lorsqu'elles entraient en contact avec le substratum humide, elles changeaient leur couleur en vert foncé. L'opération fut continuée, et j'ai trouvé, que pendant un laps de temps d'environ 10 ou 12 heures, à partir du moment où les spores ont été enfermées dans les tubes desséchés, ces dernières après être entrées en contact avec le substratum humide au lieu de devenir vert foncé deviennent instantanément noires. Il a été constaté en outre, que ces spores ne pouvaient plus entrer en germination. Ainsi, la simple couleur verte extérieure ne paraît pas suffire pour indiquer la vitalité de la spore. Seules les spores, qui peuvent garder leur couleur verte quand on les jette sur un substratum humide après les avoir maintenues dans un milieu sec, sont capables de garder leur vitalité et de germer. Un certain nombre de spores mûres furent enfermées dans des tubes desséchés, de la façon décrite ci-dessus, et gardées dans cette situation pendant deux ans. On a trouvé, qu'aussi longtemps qu'elles sont maintenues dans l'atmosphère sèche de la bouteille, elles gardent leur couleur

ordinaire gris-vert, et selon toutes les apparences externes, elles sont identiques à ce qu'elles étaient quand elles venaient de sortir des sporanges. Mais quand on les jette sur un milieu humide pour germer, elles deviennent noires et ne montrent aucun indice de germination. Par là on peut voir, que bien que la couleur verte des spores puisse être conservée en milieu sec, leur vitalité se perd, après qu'elles ont subi cette même influence pendant douze heures.

Il apparaît ainsi, que le très faible pourcentage d'humidité présent dans la spore a été dissipé par l'évaporation et que le très faible reliquat conservé par elle est tout à fait insuffisant pour que la spore à l'état de repos puisse se réveiller. La question du pourcentage d'humidité nécessaire pour le maintien de la vie et de la vitalité dans la spore d'*Equisetum* est un problème distinct et je ne m'en suis pas occupé personnellement. D'autre part, il a été constaté que les spores peuvent conserver leur pouvoir germinatif même après un intervalle d'une semaine, à partir du moment où elles sont sorties des sporanges, la condition nécessaire étant un milieu humide, ainsi qu'il est établi par l'expérience suivante. Des spores furent semées sur de la brique rouge pilée, servant de milieu germinatif dans ce cas particulier. Il était irrigué par dessous, comme d'ordinaire. Une projection d'eau était occasionnellement employée pour l'arroser par en haut. Il faisait très froid et les tuiles, sur lesquelles les spores étaient semées, étaient gardées dans une chambre pas bien éclairée.

Dans ce cas, on a trouvé que les spores gardaient leur capacité vitale même après l'espace d'une semaine ; dès qu'on leur procurait du matériel nutritif (solution de Knor) et qu'on les plaçait directement au soleil pendant quelques heures par jour, elles entraient en germination comme d'ordinaire.

Dès que les spores entrent en contact avec le substratum humide, elles augmentent légèrement en volume, probablement à cause de l'imbibition. Mais le lendemain, elles apparaissent considérablement accrues en dimensions. Dans tous les cas observés, elles semblent s'être accrues presque une fois et

demie. L'exosmose fut provoquée en utilisant une solution saline à 10 o/o, et on a trouvé que les spores ne diminuent pas de volume. Il apparaît ainsi, que les premières activités de la cellule ne sont pas exclusivement dirigées vers la division cellulaire, mais en parallèle avec elle et souvent avant même, la spore elle-même croît en surface ainsi que le montre l'expérience décrite ci-dessus. On doit rattacher ceci au fait que les spores contiennent des grains de chlorophylle, et que l'assimilation du carbone peut commencer dès que les spores entrent en contact avec le substratum humide. Ainsi on peut voir que cet accroissement de volume de la spore est un stade préparatoire à la germination. Je ne puis que mentionner le comportement des élatères dans cette circonstance. Dans la majorité des cas, elles sont rejetées, mais il n'est pas rare de trouver un certain nombre de spores en germination, qui ont gardé les élatères, aussi bien qu'une portion d'exospore, quoiqu'elles soient déjà considérablement avancées en développement.

CHAPITRE IV

FORMATION DU PROTHALLE

Premiers stades du développement du gamétophyte. —
Les spores entrent rapidement en germination et la première cloison de division peut se former dans les six heures qui suivent le moment où les spores sont répandues sur le milieu de germination (fig. 6).

Cette première cloison est toujours incurvée, mais presque à angle droit avec l'axe longitudinal de la spore, de telle sorte qu'elle divise cette dernière en deux cellules inégales. La convexité est toujours tournée du côté de la cellule la plus grande. La cellule la plus petite est semblable à une lentille biconvexe. D'après le comportement ultérieur des deux cellules ainsi formées, on peut dire que la plus grande est la cellule prothallienne proprement dite. La plus petite est la cellule rhizoïdale (fig. 6). Cette cellule contient d'abord des grains de chlorophylle qui disparaissent peu à peu tandis qu'elle croît en longueur. Ils ne disparaissent entièrement que si elle se transforme en un vrai rhizoïde. On a observé, dans de nombreux cas, que cette cellule rhizoïdale a effectivement tendance à se déplacer vers une extrémité de l'axe longitudinal, la cellule prothallienne s'étant rapidement développée de l'autre côté.

Le développement de la cellule prothallienne est directement influencé par sa situation. Si elle est isolée, elle entre en division immédiatement et bientôt la structure devient pluricellulaire. Mais si elle est étroitement entourée par d'autres spores en germination, elle ne se divise pas du tout au début. Elle croît tout d'abord en longueur et devient très allongée et tubuleuse avant

que l'on puisse observer le moindre cloisonnement. Il est intéressant de noter en passant que dans une telle cellule tubuleuse, ainsi allongée, avec un seul noyau, ce noyau — qui est, dit-on, le centre directeur de l'accroissement — se trouve toujours du côté de l'extrémité convexe de la cellule allongée, extrémité qui croît activement, et il ne s'en éloigne jamais (fig. 7). Dans de telles conditions, la première cloison de division de la cellule prothallienne est toujours transversale. Quand d'autres cloisons transversales se produisent, le prothalle prend au début une apparence filamenteuse (fig. 6 et 7).

Quand, toutefois, cette cellule prothallienne n'est pas étroitement entourée par d'autres spores en germination, elle se divise immédiatement soit transversalement soit verticalement (fig. 7, 8 et 9).

En rapport avec cette première division on doit noter que les deux types signalés paraissent être en relation étroite avec deux nécessités différentes du développement, déterminées évidemment par les conditions externes. Si la division transversale partage le prothalle dans sa longueur, la division verticale est calculée pour partager sa largeur. Ainsi, naturellement, quand les spores en germination sont en amas très dense, la cellule prothallienne croît d'abord seulement en longueur sans se diviser, comme il a été indiqué ci-dessus ; quand ensuite elle se divise, c'est invariablement par une cloison transversale. La division verticale primitive se produit seulement quand la spore n'est pas étroitement entourée par d'autres spores en germination (fig. 9). Chaque fois qu'il se forme une cloison verticale l'une des cellules filles ou parfois même les deux, placées côte à côte, continuent à s'allonger et se divisent ensuite soit verticalement soit transversalement, suivant leur disposition dans l'amas des spores en germination.

C'est pourquoi une grande variété de formes anormales se rencontrent dans les jeunes prothalles. Toutes les fois qu'à la suite d'une division longitudinale, les deux cellules filles croissent horizontalement, elles semblent former deux branches dichotomiques. Dans d'autres cas, il peut se produire une elongation verticale ou latérale d'une seule des deux cellules filles. Quelque

temps après la formation de la première cloison dans la cellule prothallienne, une division longitudinale peut apparaître dans la cellule la plus externe ou la plus interne. Une seule ou même les deux cellules ainsi formées, peuvent continuer à grandir en avant ou latéralement et se diviser diversement par cloisons transversales ou verticales. Comme on l'a noté ci-dessus, quand il y a une première division transversale de la cellule prothallienne et que la cellule la plus inférieure se divise longitudinalement, cela donne à la cellule externe un aspect semblable à l'une des figures de CAMPBELL (6) nommée par lui, un point végétatif bilatéral « a two sided growing point (fig. 10 et 11) ».

Lorsque le prothalle avance en âge, le pigment vert disparaît graduellement dans les cellules inférieures centrales. Il se conserve seulement dans les cellules externes. Ainsi s'établit une différenciation graduelle, dans le thalle, en parties vertes et non vertes. La partie proximale non verte du thalle se transforme donc bientôt en une masse tubuleuse ou hémisphérique compacte de cellules, portant à l'extrémité distale de nombreux lobes étroits et aplatis, entiers ou diversement ramifiés. De nombreux rhizoïdes ont pris naissance tout autour et sur la face inférieure de la masse compacte de la région incolore.

Jusqu'ici on peut dire que le développement se poursuit de façon identique dans les prothalles mâles ou femelles qui se rencontrent dans cette espèce. Plus tard, ils vont différer et le prothalle mâle se distinguera bientôt nettement du prothalle femelle (fig. 12 et 13).

Prothalle mâle. — Le prothalle mâle est très petit. Le plus vigoureux a moins de deux millimètres de hauteur. Sa largeur, y compris les branches obliques dressées, ne dépasse pas trois millimètres. La partie inférieure compacte du prothalle est très étroite comparée à sa hauteur. Il présente une forme presque cylindrique ou conique. Les lobes qui apparaissent du côté supérieur sont peu nombreux, isolés, courts et presque non ramifiés. Ils n'ont aucun rapport avec la reproduction et sont morphologiquement homologues des branches stériles. Un grand

nombre d'anthéridies sont produites sur la marge apicale du thalle cylindrique en succession basipète.

Pendant qu'elles se développent et atteignent la maturité, le prothalle produit un grand nombre de branches, soit à partir de la zone méristématique circulaire apicale, soit même de points très éloignés de cette extrémité vers la base. Ces branches latérales ont la même structure que le thalle lui-même et portent des lobes et des anthéridies dans la région apicale (fig. 14). Avec le temps, ces branches atteignent leur maturité. Le corps initial du prothalle, s'épuise, prend une couleur brune, et ses cellules meurent. Les branches elles-mêmes produisent de nouveaux rhizoïdes et sont ainsi capables de mener une vie indépendante. Dans ces conditions, il n'est pas rare de trouver une masse centrale, brunâtre, ramollie à cellules presque mortes, entourée par les nouvelles branches prothalliennes mâles.

Les anthéridies naissent en groupes vers le sommet du thalle cylindrique ou conique ou de ses branches les plus fortes. Elles sont toujours incluses dans le tissu prothallien. Une seule section du prothalle mâle ou de ses branches montre ainsi des anthéridies à des stades différents de développement. Quand elles sont mûres, elles prennent une couleur brunâtre et donnent une sorte d'apparence rugueuse et inégale à la région où elles sont nées. Il est d'après cela très facile de distinguer les prothalles mâles. Ces derniers, même tout à fait jeunes, ayant moins de 0,5 millimètres de long, portent déjà des anthéridies. Les plus robustes atteignent à peine 3 millimètres. Les prothalles mâles se développent en compagnie des prothalles femelles.

Structure interne. — Cette structure interne est d'un type extrêmement rudimentaire. Les tissus ne sont pas très différenciés. Le prothalle en entier est une masse compacte de cellules, sans espaces intercellulaires, excepté pour les petits lobes verts du sommet. Il y a une légère différence dans la forme et le contenu des cellules qui constituent les parties centrales et périphériques du thalle. Les cellules centrales ont des membranes minces, elles sont grandes et vides. Elles sont même légèrement

allongées parallèlement à la longueur du prothalle, et font penser à la formation d'un type très rudimentaire de système conducteur analogue à celui qu'on trouve dans certaines mousses. Les cellules de la zone périphérique sont comparativement très petites. On peut donc distinguer une région centrale médullaire et un cortex périphérique rudimentaire. Toutes les cellules dans cette région ne sont pas uniformément colorées. Le noyau et le protoplasme de certains éléments, principalement ceux qui occupent la zone périphérique ou son voisinage vers le sommet prennent une coloration plus foncée et plus vive que le reste. Les noyaux y sont très gros et bien définis comparativement aux autres, qui ne se colorent pas autant. Le développement ultérieur de ces cellules montre clairement qu'elles constituent le tissu méristématique. C'est ce tissu qui produit les lobes et les branches les plus fortes ainsi que les appareils reproducteurs. On peut distinguer nettement, dans cette région, les initiales des anthéridies en raison de leurs dimensions plus grandes et de l'accroissement correspondant de leurs noyaux.

Prothalle femelle. — Un prothalle femelle adulte est distinctement dorsiventral et plus ou moins en forme de cône aplati renversé. Il porte, à sa surface supérieure, les lobes caractéristiques verts très ramifiés et, à sa surface inférieure, des rhizoïdes. Dans certains cas, il paraît distinctement lobé et présente souvent quelques fissures. Son épaisseur variable dépend de la surface irrégulière du substratum. Les fissures sont causées par la présence de quelque obstacle, petites plantes ou particules du sol que les tissus prothalliens ont contourné de façon évidente. Les lobes pleinement formés sont aplatis ou ramifiés dichotomiquement. C'est seulement à leur partie basale qu'ils apparaissent légèrement cylindriques. Au début, ils sont horizontaux et ventraux, mais graduellement repoussés vers le haut ils deviennent nettement érigés. Les plus âgés seuls sont dressés. En allant vers la périphérie du thalle on rencontre successivement des lobes obliques, puis des lobes horizontaux. Le prothalle est ainsi plus ou moins en forme de dôme dans sa partie lobée.

Ces lobes sont en général verts et ne produisent jamais d'organes reproducteurs. Tant qu'ils sont en pleine vigueur, ils gardent leur couleur verte et leur position érigée. Mais en vieillissant, ils commencent à devenir brunâtres, se flétrissent bientôt et s'inclinent vers l'extérieur, découvrant ainsi la masse compacte du prothalle sous-jacent.

L'apparition des archéogones débute sur un thalle ayant moins de un millimètre en long et en large, âgés de presque deux mois, avec région végétative suffisamment développée. Il n'est pas rare de trouver à la base des lobes et sur la masse inférieure compacte des cellules un anneau circulaire formé par les cols saillants des archéogones.

On peut souvent trouver sur un seul prothalle plus d'une centaine d'archéogones. Ils sont toujours situés dans la région périphérique, mais jamais dans la région centrale. Au début, ils sont tout d'abord placés horizontalement sur le côté ventral du thalle, sans aucun lobe à leurs côtés. Mais quand les nouveaux lobes se forment vers la périphérie, les archéogones sont graduellement repoussés vers le côté dorsal, deviennent tout d'abord obliques puis érigés et paraissent ensuite être produits par le côté dorsal et à la base des lobes, bien qu'ayant une origine ventrale.

Structure interne (fig. 15). — Le prothalle femelle ne montre comme le mâle qu'une faible différenciation histologique. Il est constitué par un certain nombre d'éléments parenchymateux à membranes minces sans espaces intercellulaires. Les cellules centrales sont en général caractérisées par l'absence de contenu cellulaire. Celles qui sont à la périphérie du thalle sont un peu plus petites et contiennent seules une matière colorante verte. Quelques-unes des cellules périphériques sont également caractérisées par leurs dimensions plus petites et leurs aptitudes à se colorer plus rapidement et plus vivement que les autres. Elles ont en outre un très gros noyau. Leur développement ultérieur montre clairement qu'elles appartiennent aux tissus

méristématiques. C'est ce tissu qui donne les lobes verts très ramifiés et les organes reproducteurs (fig. 45).

Il est également intéressant de noter que les noyaux de la majorité des cellules, dans les deux sortes de prothalles, contiennent plus de deux nucléoles. On peut en observer jusqu'à quatre dans bien des cas. Les lobes sont aussi très simples dans leur structure. Ils ont peu de cellules en épaisseur, mais sont très longs et très rameux dans leur région terminale.

La plante est isosporée. Dans les stades les plus jeunes le prothalle prend une forme directement conditionnée par sa position dans un amas de jeunes prothalles. A ce moment les sexes ne peuvent être distingués, mais plus tard la forme mâle très petite, très ramouse est nettement distincte de la forme femelle non ramifiée, circulaire et large. Il n'existe pas de prothalles hermaphrodites, ils sont toujours uniquement mâles ou uniquement femelles, qu'ils soient isolés ou en groupes.

CHAPITRE V

LES RÉGIONS MÉRISTÉMATIQUES DU GAMÉTOPHYTE

On a vu précédemment que chaque cellule dans un jeune prothalle est réellement méristématique, et qu'il n'y a pas de point végétatif à un seul élément apical ou intercalaire (fig. 7, 8, 10, 11, 12, 13). C'est en raison de ce défaut d'établissement d'une région d'accroissement définie que les jeunes prothalles peuvent prendre de très nombreuses formes bizarres. D'autre part chez les Bryophytes et les Ptéridophytes où se rencontre un point végétatif défini sous la forme d'une cellule unique à deux ou trois faces, les divisions ultérieures sont très régulières, le thalle devient respectivement nettement dorsiventral ou cylindrique. L'*Equisetum* étant un Ptéridophyte à grand prothalle on s'attend naturellement à trouver un point végétatif à deux côtés. L'espèce croissant à Pashan par contre ne montre jamais de point végétatif à deux côtés, en ce sens qu'il y ait deux faces affectées au cloisonnement et que les nouvelles cloisons de division se produisent en direction anticlinale et parallèlement à ces deux faces inférieures de cloisonnement. Jamais une telle division n'a été observée.

Dans les prothalles mâles aussi bien que dans les femelles les plus âgés, il semble exister, vers l'extrémité distale de la masse compacte du corps prothallien, une zone circulaire de cellules distinctement méristématiques. Les éléments de cette région comparés à ceux de la partie médiane sont beaucoup plus petits et contiennent une assez grande quantité de proto-

plasme avec un gros noyau. Cette région prend dans l'ensemble une couleur très foncée et brillante (fig. 14 et 15).

L'activité des cellules méristématiques paraît se manifester de trois manières différentes :

- 1° Formation des lobes verts caractéristiques ;
- 2° Accroissement du thalle ;
- 3° Développement des organes sexuels.

Les deux premières activités sont constamment à l'œuvre. Tandis que de nouveaux lobes se forment, il se constitue simultanément une nouvelle zone plus externe, sorte d'anneau prothallien entourant le thalle primitif. Le résultat est que ce dernier au lieu de croître en direction verticale s'étale en cercle horizontalement. C'est pourquoi les prothalles mâles et femelles prennent l'un et l'autre plus ou moins l'allure d'un cône renversé, par suite de l'addition de nouvelles cellules uniquement dans la région apicale circulaire. Dans le prothalle mâle ce méristème produit des lobes courts non ramifiés ; dans le thalle femelle ces lobes très nombreux sont très allongés et rameux. On doit les considérer comme des branches stériles données par le méristème qui ne prend pas part à la reproduction (fig. 12, 13, 14 et 15).

Le prothalle mâle seul montre la présence de branches fertiles construites identiquement à lui-même. Le méristème, présent tout autour devient plus actif en certains points et cette partie se développe en une sorte de branche. Cette dernière est construite de la même façon avec un méristème tout autour de son extrémité distale. En plus de ceci le prothalle mâle est capable de produire des branches nouvelles fertiles dans des régions même très éloignées du méristème apical, et situées assez bas sur le tissu compact de ce petit prothalle. De nouvelles branches prennent là naissance parce que certaines cellules de cette région entrent en activité méristématique. Les branches fertiles ainsi produites sont construites de la même manière avec une zone apicale circulaire de cellules méristéma-

tiques (fig. 12 et 14). D'un autre côté, quand le prothalle est grand, c'est à-dire quand il va se développer en un prothalle femelle, il n'y a pas de production de nouvelles branches fertiles en aucune partie du thalle. Tout au plus, il paraît légèrement lobé là où le méristème devient plus actif. Ainsi dans de tels prothalles il y a seulement une région méristématique.

Au sujet de la troisième fonction de la région méristématique, le développement des organes sexuels une fois déclenché est très actif. Dans le prothalle mâle, cette zone après apparition des premières anthéridies continue à les former en succession très rapide, en sorte qu'un thalle très petit peut en porter jusqu'à vingt ou trente. Toute l'énergie vitale est orientée vers cette production, si bien que parfois les lobes ne se forment pas, la surface du prothalle paraît alors très inégale et rugueuse en cette région (fig. 14).

En ce qui concerne le prothalle femelle la production des archégonas aussitôt amorcée devient extrêmement rapide, et on peut en observer jusqu'à plus de cent autour de l'extrémité distale du prothalle et à la base des lobes verts. Les prothalles femelles sont, en général, très larges et doivent le devenir encore davantage, pour être capables de fournir toute la nourriture demandée par l'embryon qui se développe. C'est pourquoi la formation des lobes verts n'est pas suspendue comme dans les prothalles mâles ; elle s'exerce avec la même vitesse que la production des archégonas, de sorte que chaque archégonas paraît être produit à la base de l'un d'entre eux.

Les organes sexués, anthéridies comme archégonas, sont au début placés horizontalement sur la face ventrale du thalle sans aucun lobe dans le voisinage. Mais quand les cellules méristématiques les plus voisines donnent naissance à de nouveaux lobes verts, ils sont graduellement rejetés du côté dorsal. Les archégonas paraissent alors être situés à la base des lobes verts, il en est de même pour les lobes ; d'abord horizontaux, ils sont peu à peu déviés du côté dorsal, devenant d'abord obliques, puis dressés.

Discussion. — CAMPBELL (6) signale la présence « d'une cellule apicale à deux faces dans un certain nombre de cas, mais sa croissance est limitée (pour *Equisetum telmateia*) », il observe en outre « que les prothalles lorsqu'ils ont une seule épaisseur de cellules n'ont pas de croissance apicale définie ».

Il est parfaitement vrai que même dans l'*Equisetum* de Pashan on peut parfois rencontrer des cellules terminales et latérales, ressemblant au point végétatif de CAMPBELL (voir : *Mosses and Ferns*, par CAMPBELL, p. 445, fig. 258). Mais leur nature en tant que point végétatif ne pourrait être établie que si des segments en étaient détachés par des cloisons parallèles aux deux côtés inférieurs, qui pourraient alors passer pour deux faces de cloisonnement. De telles divisions n'ont jamais été observées (fig. 10 et 11). La figure même de CAMPBELL (p. 445, fig. 258, *loc. cit.*), représentant un point végétatif à deux faces, n'est pas concluante ; car elle ne montre pas de segments (pas même un seul) détachés de ce dernier par des cloisons parallèles aux deux surfaces inférieures. Il dit lui-même : « C'est apparemment une cellule initiale définie ».

De plus une telle cellule offrant une similitude structurale avec un point végétatif à deux faces, se produit inévitablement du côté extérieur, toutes les fois qu'à la suite d'une division transversale de la cellule la plus externe, la cellule-fille interne se divise aussitôt verticalement et que les deux cellules nouvelles ainsi formées reprennent la dimension première. Aussi chaque fois qu'une telle cellule externe se manifeste, semblable quant à sa forme, à un point végétatif à deux faces, elle doit être envisagée comme un simple stade de la formation du prothalle ainsi que GOEBEL (13) le dit pour *Equisetum telmateia* (fig. 10 et 11).

Quant aux prothalles les plus âgés, selon CAMPBELL (6), « après que les archégones ont commencé à se former et qu'un méristème apical défini est établi, la formation des lobes est presque exactement semblable à celle rencontrée dans les jeunes plantes d'*Anthoceros fusiformis*. On ne peut établir la relation exacte du

point végétatif dans les prothalles âgés avec le point végétatif primordial ». De même « le développement de l'archégone est intimement associé à la formation des lobes. La cellule mère de l'archégone se forme tout près de la base du jeune lobe sur le côté ventral ».

Selon BUCHTEIN (5) : « Dans les prothalles âgés le méristème apical naît sans relation apparente avec le premier point végétatif ». Ainsi CAMPBELL (6) aussi bien que BUCHTEIN (5), signalent la présence d'un méristème défini apical, mais ne disent pas s'il est localisé en quelques points ou s'il forme un anneau circulaire. L'association intime des lobes et des archégonés décrite par CAMPBELL s'explique aisément par l'activité du méristème lui-même.

D'après le Professeur KASHYAP (18), il y a une zone circulaire de cellules méristématiques tout autour du gros prothalle femelle ou hermaphrodite d'*Equisetum debile*. Il apparaît ainsi que pendant leur jeunesse toutes les cellules d'un tel prothalle sont réellement méristématiques. C'est donc en raison de l'absence d'une région végétative définie que les jeunes prothalles prennent des formes si variées et bizarres. A mesure que le prothalle avance en âge la plupart des cellules inférieures et centrales manifestement plus vieilles, perdent leur capacité méristématique ; celle-ci ne se maintient plus que dans un anneau périphérique vers l'extrémité distale du prothalle. C'est cette zone qui produit les lobes et les organes reproducteurs. Dans les lobes eux-mêmes l'activité méristématique est de très courte durée ; quand ils ont atteint leur maturité, ils constituent un tissu permanent, repoussé plus tard par l'apparition de lobes nouveaux issus des régions méristématiques (fig. 15).

Il est clair qu'il n'y a aucune trace de cellule apicale dans le sens admis pour la majorité des Ptéridophytes. La croissance est assurée par un tissu composé de cellules nombreuses comme dans les plantes supérieures.

En résumé, nous avons obtenu les résultats suivants : *Dans une jeune prothalle chaque cellule est réellement une cellule méristématique.* Il n'y a pas de point végétatif réduit à une

seule cellule apicale ou intercalaire. A un stade plus avancé un grand nombre de cellules inférieures et centrales vieilles perdent leur pouvoir méristématique qui est alors limité à *un anneau circulaire vers l'extrémité distale du thalle*. L'activité des cellules méristématiques s'exerce dans trois directions différentes : formation des lobes verts caractéristiques, accroissement du thalle, développement des organes sexués. Dans les lobes eux-mêmes, l'activité méristématique est très éphémère, et ils ne tardent pas à se transformer en tissu permanent. Le prothalle mâle seul est capable de produire de nouvelles branches fertiles ; jamais on n'en observe sur les prothalles femelles.

Il est aussi évident qu'il n'existe pas de cellules apicales analogues à celles de nombreux Ptéridophytes. Comme chez les plantes supérieures l'accroissement est assuré par un tissu multicellulaire.

CHAPITRE VI

DEVELOPPEMENT DES ORGANES SEXUELS

Le développement des organes sexuels dans l'*Equisetum* de Pashan, comparativement à celui des autres espèces, présente des particularités frappantes.

Archégone. — L'initiale de l'archégone, cellule unique du prothalle, qui donne naissance à l'archégone, est située du côté ventral près du bord. Elle fait partie du méristème circulaire continu qui s'étend le long de la marge du prothalle femelle. Elle se distingue nettement des cellules environnantes par la nature finement granuleuse de son cytoplasme, par la présence d'un très gros noyau et l'absence totale de chloroplastes. Le cytoplasme et le noyau de cette cellule prennent une coloration plus intense que tous les éléments voisins et donnent ainsi une indication certaine de la présence du futur organe reproducteur femelle (fig. 16 et 17).

L'initiale se divise d'abord par une cloison péricleine. Elle donne une cellule externe et une cellule interne ou « centrale ». Elle semble faire ainsi une sorte de différenciation entre ses activités reproductrices et somatiques (fig. 17 et 18).

La cellule externe montre clairement par son comportement ultérieur qu'elle est une cellule somatique, tandis que la cellule interne ou « centrale » est destinée à la formation de la ou des cellules génératrices. La première division sépare ainsi le plasma germinatif et le plasma somatique (fig. 18).

Le développement ultérieur du germino-plasma et du somato-plasma se poursuit indépendamment l'un de l'autre. La cellule externe ou somatique donne naissance aux cellules formant le col. Elle se divise tout d'abord anticlinalement en quatre, la deuxième division se faisant dans un plan perpendiculaire au premier. Pendant que la cellule externe se divise ainsi, la cellule interne ou « centrale » par une cloison péricline sépare la première cellule du canal du col d'une cellule inférieure (fig. 19). Cette première cellule du canal du col se divise en deux par une cloison péricline, de sorte que les nouvelles cellules sont superposées (fig. 20). Cette figure montre trois cellules disposées en une rangée axiale. Les deux supérieures sont évidemment celles du canal du col ; la plus inférieure, qui est aussi la plus volumineuse des trois, est en prophase, montrant ainsi clairement qu'elle va se diviser et donner naissance à la cellule ventrale du canal (fig. 20).

Un archégone à un stade plus avancé montre une cellule ventrale du canal maintenant constituée et surmontée par les deux cellules du canal du col antérieurement formées (fig. 21).

À un stade ultérieur la plus haute cellule du canal du col prend une forme conique avec une pointe supérieure allongée (fig. 22). La deuxième cellule du canal du col croît aussi beaucoup en dimensions tandis que la cellule ventrale du canal est la plus réduite avec une petite quantité de protoplasma finement granuleux (fig. 22, 23, 24, 25, 26). La cellule ventrale du canal et la cellule du canal du col immédiatement supérieure, sont très aplaties périclinalement c'est à-dire dans un plan perpendiculaire à l'axe longitudinal de l'archégone pleinement développé. L'oosphère est presque hémisphérique, avec une légère concavité du côté de la cellule ventrale du canal (fig. 21, 22, 23, 24). La forme conique que prend la cellule la plus haute du canal est due en réalité au développement ultérieur du col lui-même. Les quatre cellules formant le col se divisent périclinalement (dans un plan perpendiculaire aux deux premiers suivant lesquels la cellule primitive somatique s'était divisée). Le col comporte maintenant deux étages de cellules contenant

chacune quatre éléments. La cellule supérieure du canal s'étendant vers le col, écarte sans aucun doute légèrement les cellules du col, tout en étant elle-même comprimée extérieurement par les cellules de ce dernier. Cette partie de la cellule de canal du col prend ainsi une forme atténuée (fig. 21, 22, 24).

Un archégone dans un état encore plus avancé montre la présence de trois cellules de canal du col (fig. 22, 23). Au stade définitif, on peut rencontrer jusqu'à quatre cellules de canal du col (fig. 24). Les fig. 23 et 26 montrent trois cellules de canal du col, une cellule ventrale de canal et une oosphère.

La cellule du canal du col la plus inférieure, la plus rapprochée de la cellule ventrale est actuellement en division. A la suite de cette dernière, il y aura quatre cellules de canal du col, comme dans la figure 24. L'histoire ultérieure du développement de l'archégone concerne la désagrégation des cellules du ventre et du canal. Dans la majorité des cas observés la cellule ventrale disparaît la première suivie par les cellules du canal du col (fig. 27). Tandis que ces transformations se produisent dans la partie inférieure de l'archégone le col, pendant un certain temps, reste sans changements (fig. 19, 20, 25, 26). C'est seulement quand l'oosphère est prête pour la fécondation (ce qui est indiqué par la désagrégation des cellules ventrales et du canal du col) que les quatre cellules de l'étage supérieur deviennent considérablement allongées et élargies (fig. 27).

Anthéridie. — L'anthéridie provient d'une cellule initiale superficielle analogue à celle d'un archégone, et se développe comme l'anthéridie des Ptéridophytes eusporangiés, conformément à la description de SHARP. Il y a cependant de notables différences dans la spermatogénèse elle-même; et c'est pourquoi nous ne nous occuperons que de cette seule partie du développement.

La cellule spermatogène montre la présence d'un centrosome distinct que l'on doit regarder comme le blépharoplaste futur (fig. 28). Le noyau grossit considérablement et présente un certain nombre de nucléoles. SHARP (12) trouve que le centrosome

se divise en deux et se comporte comme s'il devait marquer les pôles du fuseau, à la manière du centrosome des animaux.

Le centrosome se divise en deux et l'un d'entre eux commence à se déplacer vers le côté opposé pour former le deuxième pôle (fig. 29). La division nucléaire suit, les chromosomes se disposent dans le plan équatorial. Ils se séparent alors et cheminent le long des fibres du fuseau vers les deux pôles (fig. 30). Les deux cellules ainsi formées sont les spermatides (fig. 34). Dans leur développement ultérieur le blépharoplaste n'est pas d'abord reconnaissable, mais il apparaît plus tard sous forme d'un chapelet de grains à l'opposé du noyau, se colorant plus fortement que le cytoplasme (fig. 35). Le noyau commence à prendre la forme caractéristique incurvée (fig. 32 à 37). Il prend presque alors l'aspect d'un croissant et l'on peut y distinguer une extrémité antérieure et une extrémité postérieure, l'antérieure étant la plus étroite. La postérieure cependant est la plus grosse. Au-dessus de la pointe externe, elle devient brusquement conique avec une extrémité obtuse émoussée de ce côté. Du côté de l'extrémité antérieure ce croissant devient de plus en plus étroit. Il prend ainsi une forme de fuseau incurvé (fig. 38, 39). Tout d'abord le noyau garde sa nature réticulée, mais il la perd bientôt (fig. 36 à 41).

Au début, quand le blépharoplaste fait son apparition la courbure qu'il prend est presque opposée à celle du noyau (fig. 35). Plus tard cependant, il acquiert certaines positions représentées dans les figures 36 à 41. Elles sont en général variables, mais finalement la forme est plus ou moins enroulée. Le bord extérieur du blépharoplaste enroulé est tourné vers le côté intérieur du croissant nucléaire de telle sorte que les cils sont dirigés vers ce dernier et non du côté opposé.

La tête enroulée du blépharoplaste est proche de l'extrémité étroite du noyau (fig. 38 à 41). Il est tout au long englobé dans le cytoplasme et ne semble pas être directement rattaché au noyau. Le cytoplasme lui même paraît placé dans l'anse du noyau ; selon SHARP il a le rôle de réunir ensemble ce dernier et le blépharoplaste.

Le développement ultérieur se réduit à la transformation du blépharoplaste en une touffe de cils. La spermatide devient alors le spermatozoïde.

Discussion. — Le développement des organes sexuels dans l'*Equisetum* de Pashan comparé à celui d'autres espèces montre des particularités frappantes. Les différences constatées dans le développement de l'archégone sont relatives :

1° A la cellule basale, qui est un caractère constant des Filicales.

2° A l'ordre du développement du contenu d'un archégone.

3° Au nombre des cellules du canal et leur disposition.

4° A l'époque d'allongement du col.

1° Selon CAMPBELL (6) « ordinairement mais pas toujours il ne se forme pas de cellule basale et la première division de la cellule intérieure sépare la cellule du canal du col de la cellule centrale ».

JEFFREY (17) nie la présence d'une cellule basale admise par CAMPBELL et dit « c'était probablement un archégone à ce stade (à savoir avec trois cellules en une rangée axiale dont une cellule du col, une cellule du canal du col et la cellule centrale) coupée quelque peu obliquement et montrant par conséquent seulement une partie de la cellule centrale qui détermina CAMPBELL (6) à prétendre qu'une cellule basale se rencontre quelquefois dans les Equisétacées ».

SETHI (26) au sujet de la cellule basale décrite par CAMPBELL se prononce de la même manière que JEFFREY (17) ci-dessus.

Nous n'avons jamais observé nous même la présence d'une cellule basale dans l'*Equisetum* de Pashan. Nous estimons que la première division dans l'initiale de l'archégone sépare le germinoplasma et le somato-plasma (fig. 48). La cellule externe ou somatique donne naissance par de nouvelles divisions aux cellules formant le col, l'intérieure produit seulement le contenu de l'archégone (fig. 49 à 25).

2° Les figures de CAMPBELL (6) indiquent clairement que la cellule ventrale du canal est formée avant la division de la cellule primordiale du canal du col. En ce qui concerne cette cellule primaire le même auteur déclare en outre qu' « elle se divise ultérieurement par une cloison transversale comme cela peut arriver dans les Marattiacées et occasionnellement dans *Osmunda*, mais il n'est pas certain que ceci se rencontre toujours. »

SETHI (26) déclare que « la cellule centrale se divise avant la cellule primordiale du canal et donne naissance à la cellule ventrale du canal et à l'œuf. La figure 19 montre la cellule centrale en métaphase durant cette mitose. Le stade représenté dans la figure 20 est ainsi atteint, stade dans lequel la cellule œuf et la cellule ventrale du canal sont déjà formées, tandis que la cellule primaire du canal du col est à un stade de division. Au sujet de cette cellule primaire du canal du col SETHI (26) déclare en outre « que cette cellule primitive du canal du col est la dernière à se diviser. »

Selon KASHYAP (18) il y a seulement une cellule du canal du col, de sorte que cette question ne se pose pas.

Dans l'*Equisetum* de Pashan, d'autre part, ainsi que le montre la figure 20, il y a trois cellules superposées dans la rangée axiale. Les deux supérieures sont évidemment les cellules du canal du col déjà formées par la division de la cellule primaire du canal du col. En outre, la plus basse qui est aussi la plus volumineuse des trois est en prophase indiquant ainsi nettement qu'elle va se diviser pour donner naissance à la cellule ventrale du canal et à l'oosphère (fig. 20 et 21). Ceci montre clairement que dans le genre *Equisetum* la cellule primaire du canal du col n'est pas nécessairement la dernière à se diviser comme le rapportent les différents auteurs mentionnés ci-dessus. La cellule primordiale du canal du col peut entrer en division même avant que la cellule ventrale ne soit elle-même formée (fig. 20).

3° Au sujet du nombre des éléments du canal et de leur disposition, selon SETHI (26) « Dans la région axiale on rencontre très couramment dans l'*Equisetum debile* deux cellules de canal du

col et elles sont placées soit véritablement l'une sur l'autre ou bien côte à côte dans le même plan ». KASHYAP (18) trouve dans l'*Equisetum debile* seulement une cellule du canal du col. JEFFREY (17) dans l'*Equisetum arvense*, *E. laevigatum*, *E. limosum* parle de deux cellules du canal qui sont toujours placées dans le même plan côte à côte. WALKER (31,32) déclare que « le nombre des cellules du canal du col n'est pas uniforme. Dans certains cas il n'y en a qu'une, dans d'autres il peut y en avoir deux et quand il en est ainsi elles sont placées côte à côte dans le même plan. »

CAMPBELL (6) observe au sujet de la cellule du canal du col qu' « elle se divise ultérieurement par une cloison transversale comme cela peut arriver dans les Marattiacées et occasionnellement dans *Osmunda*, mais il n'est pas certain que ceci se rencontre toujours ». CAMPBELL paraît ainsi croire qu'il peut y avoir occasionnellement deux cellules du canal du col. SETHI (26) établit ensuite que « maintenant, vu le grand nombre d'archégones que j'ai étudiés dans *Equisetum debile* et les observations de JEFFREY sur *Equisetum arvense*, *E. hiemale*, *E. limosum* on peut légitimement présumer que les cellules du canal dans l'archégone d'*Equisetum* sont uniformément au nombre de deux. »

Il a essayé de rendre compte de la cellule unique du canal telle qu'elle a été rapportée par KASHYAP et WALKER en disant que « cela peut s'expliquer comme concernant de jeunes archégones où la division de la cellule primaire du col du canal n'avait pas eu lieu, ou bien parce que les deux cellules étaient placées côte à côte et que les sections ont passé à travers l'une d'elles seulement. »

Contrairement aux observations des divers auteurs qui ont travaillé sur ces plantes, l'*Equisetum* de Pashan montre la présence d'un nombre allant jusqu'à quatre cellules de canal du col, dans un archégone pleinement développé (fig. 24, 25, 26). Deux cellules de canal (nombre maximum si souvent coté et considéré comme pratiquement caractéristique de tout le genre), se trouvent surtout dans les archégones jeunes avant la formation des premières divisions périclinales des cellules du col. Quant à leur disposition

réci-proque elles sont toujours superposées, dans tous les cas observés jusqu'ici (fig. 20 à 26).

4° Au sujet de la période d'allongement du col dans l'*Equisetum* de Pashan, il est intéressant de noter qu'il peut s'être déjà formé trois cellules de canal du col sans que le col lui-même se soit encore développé. Il est alors seulement représenté par un étage de cellules du col (fig. 23 et 26). Ceci montre clairement qu'à partir du moment où la cellule primaire du col s'est séparée de la cellule centrale (qui doit donner naissance au contenu de l'archégone), leurs activités sont totalement indépendantes. Le col peut ainsi ne se former qu'au moment de la maturité.

En ce qui concerne le développement de l'anthéridie, la principale différence réside dans la disposition du blépharoplaste. Dans la dernière mitoses permatogène ainsi que l'a figuré SHARP (28), ce dernier prend une forme en croissant dont la boucle est opposée à celle du noyau incurvé lui-même. Son extrémité postérieure la plus forte est dirigée vers l'extrémité postérieure la plus robuste du noyau. Les cils sont orientés du côté opposé au bord convexe du blépharoplaste. Dans l'*Equisetum* de Pashan cependant le blépharoplaste n'a pas une forme de croissant, mais circinée, l'extrémité extérieure s'enroulant la première. Le côté externe du blépharoplaste enroulé est dirigé vers le bord interne du noyau en forme de croissant. Les cils sont donc dirigés vers le noyau et non du côté opposé. La tête enroulée du blépharoplaste est proche de l'extrémité étroite du noyau (Fig. 38 à 41).

En résumé, nous avons obtenu les résultats suivants :

L'initiale de l'archégone se montre à la face ventrale sur les bords du prothalle. Elle fait partie du méristème circulaire qui court tout autour de la marge de ce dernier. La présence de la cellule basale, qui est un caractère constant des Filicales, n'y a jamais été observée et l'auteur pense que la première division de cette initiale sépare somato-plasma et germino-plasma. La cellule primitive du col se divise en deux avant même que la

cellule ventrale ne soit formée. Le canal peut présenter jusqu'à quatre cellules, ce qui est en contradiction avec le nombre deux, considéré jusqu'ici comme étant pratiquement caractéristique de tout le genre *Equisetum*. Le col peut ne se former qu'à la maturité,

Le développement des spermatozoïdes a été aussi étudié et l'auteur a fait ressortir les différences avec le type usuel, dans la forme du blépharoplaste et sa disposition par rapport au noyau.

CHAPITRE VII

LA DIFFÉRENCIATION SEXUELLE

DU

GAMÉTOPHYTE DANS LE GENRE EQUISETUM

Le genre *Equisetum* est isosporé; toutefois les prothalles y sont ou unisexués ou hermaphrodites. L'*Equisetum debile*, qui est l'espèce indoue la plus connue, possède à la fois des prothalles femelles et hermaphrodites. Les prothalles ne sont uniquement mâles que dans des circonstances exceptionnelles, quand ils se développent en groupe. Toutes les autres espèces, excepté *E. laevigatum* ont typiquement des prothalles unisexués. Cela signifie alors que dans le cas d'*Equisetum debile* les spores sont structurellement aussi bien que fonctionnellement — s'il est permis d'utiliser ces termes — isoporées, tandis que toutes les autres espèces connues, excepté *E. laevigatum*, sont structurellement isoporées, mais fonctionnellement hétérosporées, car elles produisent deux sortes de prothalles, mâles et femelles. En ce qui concerne l'*Equisetum* de Pashan, il produit invariablement des prothalles unisexués qui croissent en groupes ou isolément, c'est-à-dire à une distance de plus d'un pouce les uns des autres. Sur un millier de prothalles examinés, absolument aucun ne s'est montré hermaphrodite.

Le genre *Equisetum*, dans son ensemble, montre donc toutes les gradations, depuis le type hermaphrodite (comme dans *Equisetum debile* et *laevigatum*), jusqu'au type caractéristique unisexué de l'*Equisetum* de Pashan et de toutes les autres espèces.

Equisetum debile montre aussi le type intermédiaire dans lequel se forment des prothalles femelles et exceptionnellement des prothalles mâles. Il est possible que dans le genre *Equisetum*, ou dans quelque espèce de ce genre, qui (selon la classification actuelle) est très variable, on puisse trouver une échelle d'évolution, le long de laquelle le type hermaphrodite se transforme graduellement en un type unisexué caractéristique.

Il est parfaitement vrai qu'aucun *Equisetum* ne montre d'hétérosporie en ce qui concerne la structure et la forme des spores ; mais il se peut que dans les types caractéristiques unisexués ce soit la constitution du germinoplasma lui-même qui soit changée sans avoir encore affecté la forme externe et la structure de la spore. Dans de tels cas, la production des prothalles de l'un et de l'autre sexe ne dépendrait pas exclusivement des circonstances extérieures d'entourage, mais de la constitution du plasma lui-même. Il se peut même qu'un chromosome sexuel soit présent, mais jusqu'ici le grand nombre des chromosomes de l'*Equisetum* a fait échec à toutes les recherches.

On peut donc dire que les plantes produisant les spores, qui sont morphologiquement aussi bien que fonctionnellement isosporées, se placent définitivement à un stade d'évolution moins avancé que les plantes à spores morphologiquement isosporées, mais fonctionnellement hétérosporées.

CHAPITRE VIII

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Ce travail sur une espèce d'*Equisetum* rencontrée dans le Dekkan fut entrepris lorsque j'eus tout d'abord noté les remarquables variations que l'on rencontre dans une espèce d'*Equisetum* croissant à Pashan, près de Poona, et qui pousse aussi sur les rives de la rivière Chandrabhaga à Pandharpur. Au cours de ce travail, j'ai trouvé un certain nombre de caractères nouveaux très intéressants que je me propose de résumer ci-dessous.

Pour plus de commodité, j'ai distingué cinq sortes d'*Equisetum* et je les ai nommées Eq. A, Eq. B., Eq. C., Eq. D., Eq. E. J'ai trouvé qu'avec le changement des conditions environnantes, les caractères morphologiques du sporophyte sont très rapidement modifiés à un degré remarquable. C'est pourquoi, si je n'avais pas su que tous mes échantillons étaient issus d'une seule et même souche et que je les aie classés en m'aidant des clefs habituelles, je les aurais placés dans des espèces différentes.

En effet, l'un a seulement quelques pouces de hauteur, tandis que l'autre peut avoir cinq pieds et demi de haut. Dans certaines plantes la tige peut être dressée, dans d'autres rampante. Dans quelques unes les branches se trouvent seulement dans la partie basale, dans d'autres au milieu, dans certaines autres dans la partie supérieure, et dans quelques autres encore les branches peuvent exister dans chaque nœud de la base au sommet. Le nombre des branches lui aussi peut varier, dans quel-

ques cas il y a une ou deux branches seulement par nœud, tandis que dans d'autres il peut en exister jusqu'à six par verticille. Dans quelques plantes les branches secondaires peuvent être invariablement stériles, tandis que dans d'autres les branches même tertiaires portent des épis.

Ces variations remarquables une fois acquises restent constantes si toutefois, les mêmes conditions extérieures sont maintenues.

Bref, des caractères morphologiques tels que : 1° la hauteur de la plante, — 2° la direction de la tige, — 3° la longueur des entre-nœuds, — 4° l'épaisseur de la tige, — 5° la présence ou l'absence de branches, — 6° le mode de ramification, — 7° le nombre de côtes et de sillons, — 8° la nature de la gaine foliaire (lâche ou serrée, colorée ou non), — 9° la nature des dents (caduques ou persistantes), — 10° la forme, les dimensions et la nature de l'épi (compact ou non), sont très variables et leur transformation est très rapide ainsi que je l'ai noté, en faisant pousser les plantes en des stations différentes. C'est pourquoi de tels caractères sont faits pour égarer ceux qui ne sont pas spécialistes.

Au cours de ce travail, j'ai donné une description détaillée de la manière dont ces changements sont amenés.

C'est pourquoi, vu la nature très variable des régions végétatives du corps de la plante, j'émet l'idée *que l'on ne doit pas se baser uniquement sur la structure morphologique, mais que les spores, le gamétophyte, les organes sexuels doivent aussi être utilisés pour la classification des espèces.*

Je suggère ceci parce qu'il a été toujours affirmé que les caractères sexuels sont *les plus stables*, en d'autres termes qu'ils sont les moins variables. C'est pourquoi, ils ne montrent pas des variations aussi nombreuses et aussi rapides que celles que l'on rencontre dans la partie végétative du corps de la plante.

En regard de ce fait, je me propose maintenant de donner une nouvelle description du gamétophyte et de montrer que non seulement cet *Equisetum* diffère de l'*Equisetum debile*, mais

encore que cette plante montre des différences fondamentales avec tous les types connus et étudiés par différents auteurs.

Quoique le genre *Equisetum* soit représenté par un certain nombre d'espèces très répandues, la connaissance de son gamétophyte n'est en aucune façon complète. En fait, le gamétophyte d'un grand nombre d'espèces n'est pas connu du tout. Toutes les espèces, excepté *Equisetum debile*, dont le gamétophyte a été étudié, sont étrangères à notre pays, et même, en ce qui concerne cette espèce indoue, il n'a pas été étudié à fond.

Le genre *Equisetum* est homosporé. Tandis que les prothalles d'*Equisetum* sont généralement unisexués (excepté dans *E. laevigatum*), le prothalle d'*Equisetum debile* est ou femelle ou hermaphrodite. Il est uniquement mâle dans des circonstances exceptionnelles, quand il croît en amas. Cela signifie que dans le cas d'*Equisetum debile* les spores sont *structuralement aussi bien que fonctionnellement* — s'il est permis d'employer ces termes — homosporées, tandis que toutes les autres espèces, excepté *E. laevigatum*, sont *structuralement homosporées, mais fonctionnellement hétérosporées*, car elles produisent deux sortes de prothalles, mâle ou femelle. L'*Equisetum* sur lequel j'ai travaillé est du *deuxième type*, car il *produit invariablement des prothalles unisexués*, qu'ils croissent en *groupe ou isolément*. Parmi des milliers de prothalles examinés, pas un seul ne se montra hermaphrodite.

Au point de vue phylogénétique les plantes qui produisent des spores morphologiquement aussi bien que fonctionnellement homosporées, se placent probablement à un stade d'évolution moins élevé que les plantes produisant des spores morphologiquement homosporées, mais fonctionnellement hétérosporées.

J'ai donné dans les pages précédentes tous les détails relatifs à la formation du prothalle, depuis l'instant où les spores sont répandues sur un milieu de germination *jusqu'à la formation d'un prothalle adulte*.

Dans les stades les plus jeunes on a trouvé que le prothalle prend une forme qui est directement subordonnée à sa position

dans un amas de jeunes prothalles. Dans ces premiers stades du développement on ne peut distinguer les prothalles mâles ou femelles ; mais plus tard les prothalles mâles plus rameux et plus petits se distinguent nettement des prothalles femelles non ramifiés et circulaires. *Les prothalles sont invariablement unisexués.*

Chaque cellule d'un jeune prothalle est réellement une cellule méristématique ; le point végétatif n'est pas réduit à une seule cellule qui serait soit apicale, soit intercalaire. Quand le prothalle avance en âge, de nombreuses cellules inférieures et centrales, qui sont maintenant les plus vieilles, perdent leur pouvoir méristématique, qui est restreint à un anneau circulaire, vers l'extrémité distale du thalle. L'activité de ces cellules méristématiques travaille à trois fins différentes : 1° à la formation des lobes verts caractéristiques ; 2° à l'accroissement du thalle ; 3° à la formation des organes sexués. Dans les lobes eux-mêmes, l'activité méristématique a une durée très courte et bientôt les tissus deviennent permanents. Le prothalle mâle seul peut produire de nouvelles branches fertiles. On ne rencontre pas de telles branches dans les prothalles femelles.

Il est ainsi clair qu'il n'y a aucune trace de cellule apicale, telle que nous l'entendons dans un grand nombre de Ptéridophytes. *C'est un tissu formé par de nombreuses cellules* qui assure l'accroissement comme dans les plantes supérieures.

En ce qui concerne les organes sexuels, le développement du spermatozoïde a été étudié, et on en a montré les différences avec le type usuel, dans la forme et la disposition du blépharoplaste par rapport au noyau. Le blépharoplaste est distinctement circiné. L'extrémité inférieure étant la première enroulée. Le bord extérieur du blépharoplaste enroulé est dirigé du côté intérieur du noyau en forme de croissant. De telle sorte que les cils sont dirigés vers ce dernier et non du côté opposé.

Le développement de l'archégone est décrit en détail. *L'initiale de l'archégone est située près du bord et sur le côté ventral du prothalle et elle fait partie du méristème cellulaire continu qui*

court tout au long de la marge de ce dernier. La présence *d'une cellule basale* qui est un caractère constant des Filicales, *n'y a jamais été observée*, et l'auteur estime que la première division dans l'initiale de l'archégone sépare le somatoplasma du germinoplasma. *La cellule primitive du canal du col se divise en deux avant même que la cellule ventrale du canal soit formée.* La présence dans l'archégone d'un nombre de cellules du canal du col pouvant aller *jusqu'à quatre* est en contradiction avec le *nombre deux* considéré jusqu'ici comme étant pratiquement *caractéristique de tout le genre Equisetum*. Le col peut ne se former qu'à la maturité.

EXPLICATIONS DES FIGURES

Figure 1. — Plan du Lac de Pashan, montrant la situation des plantes A, B et C.

Figure 2. — Plante de l'aire A, montrant les branches placées à la partie basale seulement. 1/12.

Figures 3 et 4. — Plante de l'aire A, montrant les branches placées dans la région supérieure seulement. Toutes les branches naissent en verticille et se terminent par un cône. 1/6.

Figure 5. — Spore montrant le mode d'attache des élatères qui portent fixées à elles un grand nombre de nodules qui sont les résidus du périplasme après la formation des élatères. Gross^t : $\times 75$.

Figure 6. — Spore en germination montrant la première cloison de division transversale donnant naissance à une grande cellule prothallienne et à une petite cellule rhizoïdale. Gross^t : $\times 250$.

Figure 7. — Prothalle prenant une forme filamenteuse à la suite de divisions transversales seulement. Gross^t : $\times 250$.

Figure 8. — Prothalle avec deux cellules prothalliennes formées par une cloison transverse et le rhizoïde allongé et fonctionnel. Gross^t : $\times 250$.

Figure 9. — Prothalle avec deux cellules prothalliennes formées par une cloison verticale et le rhizoïde allongé et fonctionnel. Gross^t : $\times 250$.

Figure 10. — Prothalle à trois cellules, montrant la formation d'une cloison verticale dans la cellule inférieure résultant d'une division transversale de la cellule prothallienne, donnant à la cellule externe l'apparence d'un point végétatif bilatéral. Gross^t : $\times 250$.

Figure 11. — Prothalle pluricellulaire montrant à son sommet une cellule qui ressemble au point végétatif bilatéral. Gross^t : $\times 250$.

Figure 12. — Un jeune prothalle mâle. Gross^t : $\times 82$.

Figure 13. — Un jeune prothalle femelle. Gross^t : $\times 82$.

Figure 14. — Prothalle mâle adulte montrant l'anthéridie incluse, développée à l'extrémité de ses branches qui portent des lobes peu nombreux et courts. Gross^t : $\times 27$.

Figure 15. — Coupe longitudinale d'un prothalle femelle adulte montrant la région méristématique qui produit les lobes les plus ramifiés, les archégones et la région médullaire. Gross^t : $\times 32$.

Figure 16. — Une cellule initiale d'archégone. Gross^t : $\times 640$.

Figure 17. — Une cellule initiale d'archégone élargie et sur le point de se diviser. Gross^t : $\times 640$.

Figure 18. — Une cellule initiale d'archégone ayant subi la première division et montrant la cellule extérieure du canal et la cellule centrale inférieure. Gross^t : $\times 640$.

Figure 19. — Jeune archégone montrant la cellule centrale et la cellule primaire du canal du col. Cette dernière s'est divisée anticlinalement en deux cellules filles. Gross^t : $\times 640$.

Figure 20. — La cellule primaire du canal du col s'est déjà divisée et a donné deux cellules du canal du col, tandis que la cellule centrale est en prophase et va donner la cellule œuf, et la cellule ventrale du canal. Gross^t : $\times 640$.

Figures 21. — Archégone montrant l'œuf, la cellule ventrale du canal et deux cellules du canal du col superposées. La plus externe des cellules du canal du col a pris une forme conique avec le sommet allongé. Gross^t : $\times 640$.

Figures 22 et 23. — Deux coupes en série du même archégone montrant la cellule œuf, la cellule ventrale du canal et trois cellules du canal du col superposées en une rangée axiale. La cellule la plus externe du canal du col a pris une forme conique à sommet allongé. Trois étages sont formés dans le col. Gross^t : $\times 616$.

Figure 24. — Archégone montrant la cellule œuf, la cellule ventrale du canal et quatre cellules du canal du col superposées en une rangée axiale. Gross^t : $\times 616$.

Figures 25 et 26. — Deux coupes en série du même archégone montrant la cellule œuf, la cellule ventrale du canal et trois cellules du canal du col superposées. La plus basse des trois cellules du canal du col se divise mitotiquement pour donner les quatre cellules du canal du col, le col n'a pas encore eu de divisions périclinales. Gross^t : $\times 616$.

Figure 27. — Archégonés presque mûrs montrant la cellule œuf tandis que la cellule ventrale du canal de même que les cellules du canal du col subissent la dégénérescence dont le résultat est une seule masse dans le col. Les cellules les plus externes du col sont extrêmement élargies. Gross^t : $\times 616$.

Figure 28. — Cellule spermatogène avec le centrosome. Gross^t : $\times 2200$.

Figure 29. — Cellule spermatogène avec centrosome déjà divisé et l'un des centrosomes fils se déplaçant vers le côté opposé pour donner l'autre pôle. Gross^t : 2200.

Figure 30. — Cellule spermatogène se divisant mitotiquement pour former les spermatides. Gross^t : $\times$ 2200.

Figure 31. — Spermatide avec un centrosome. Gross^t : $\times$ 2200.

Figures 32, 33 et 34. — Spermatide montrant le noyau qui se forme graduellement, se creusant d'une dépression sur un côté. Gross^t : $\times$ 2200.

Figure 35. — Spermatide montrant le noyau prenant la forme en croissant et le blépharoplaste en forme de chaîne constituée par des corpuscules en grains, à l'opposé du noyau. Gross^t : $\times$ 2200.

Figures 36 et 37. — Spermatide montrant le noyau qui possède encore une apparence réticulée, prenant la forme courbe caractéristique et le blépharoplaste devenant enroulé. : $\times$ 2200.

Figures 38, 39, 40 et 41. — Spermatide montrant le noyau qui a perdu son apparence réticulée, ayant sa forme caractéristique — forme en fuseau courbé — et le blépharoplaste qui n'est pas distinctement enroulé. Le côté externe du blépharoplaste enroulé est dirigé vers le côté interne du noyau en croissant de telle sorte que les cils sont dirigés vers le noyau et ne s'écartent pas de lui. Gross^t : $\times$ 2200.

Figures 42 et 43. — Les mêmes que ci-dessus vues de face. Gross^t : $\times$ 2200.

BIBLIOGRAPHIE

1. ANNE PRATT. — Flowering plants, grasses and Ferns of Great Britain, vol. VI.
2. BAKER, J. G. — Hand Book of Fern Allies, 1887.
3. BEER, R. — The development of the spores of Equisetum. New Phytologist, VIII, 1909.
4. BRAUSE, G. — Die Farnpflanzen (Pteridophyta), 1914.
5. BUCHTEIN, O. — Entwicklungsgeschichte des Prothallium von Equisetum. Bibl. Bot., vol. VIII, Cassel, 1887.
6. CAMPBELL, D. H. — The structure and development of Mosses and Ferns, 1895.
7. — — — *Id.*, 1905.
8. — — — *Id.*, 1918.
9. — — — *Id.*, 1926.
10. — — — The embryo of *Equisetum debile*, Roxb. Ann. Bot., vol. XLII, N° CLXVII, 1928.
11. CHAMBERLAIN, C. J. — Methods in Plant Histology, 1924.
12. CLARKE, C. B. — Ferns of North Western Himalayas.
13. GOEBEL, K. — Outlines of classification and special morphology of Plants.
14. HEITZ, VON E. — Der Nachweis der Chromosomen. Vergleichende Studien über ihre Zahl, Grösse und Form im Pflanzenreich I, 1926.
15. HOFMEISTER, W. — The higher Cryptogamia, Ray. Soc. (traduit en anglais par C. F. CURREY), 1862.
16. HOOKER, J. D. — The Students' Flora of the British Islands, 1878.

17. JEFFREY, E. C. — The development, structure and affinities of the Genus *Equisetum*. Mem. Boston Soc., Nat. Hist., vol. V, N° 5, 1899.
 18. KASHYAPSHIV, R. — The structure and development of the Prothallus of *Equisetum debile*. Ann. Bot., XXVIII, 163-181, 1914.
 19. KASHYAPSHIV, R. — Notes on *Equisetum debile*. Ibid XXXI, 1917.
 20. MILDE, J. — Monographia *Equisetum*. Nova Acta Acad. Leopold. Carol. XXXII, 1867.
 21. OLIVER, D. — First Book of Indian Botany, 1883.
 22. ROXBURGH. — Flora Indica.
 23. ROXBURGH. — Calcutta Journal of Natural History, vol. IV, N° 16, 1884.
 24. SADEBECK, R. — Key to the Species of *Equisetum*.
 25. SADEBECK, R. — Der Embryo von *Equisetum*, Bot. Zeit, 1877, n° 3.
 26. SETHI, Mohan Lal. — Contributions to the Life history of *Equisetum debile*. Ann. Bot., vol. XLII, N° CLXVII, 729-738, 1928.
 27. SHARP-JARETSKY. — Einführung in die Zytologie, 1931.
 28. SHARP, L. W. — Spermatogenesis in *Equisetum*. Bot. Gaz. Liv., 89-119, 1912.
 29. SHARP, L. W. — An Introduction to cytology, 1926.
 30. STEWART, J. L. — The Punjab Plants, 1889.
 31. WALKER, E. R. — The Gametophyte of *Equisetum laevigatum*. Bot. Gaz., LXXI, 1921.
 32. WALKER, E. R. — The Gametophytes of three species of *Equisetum*. Bot. Gaz., 1929.
 33. WILSON. — The Cell in development and Heredity, 1923.
-

TABLE DES MATIÈRES

CHAPITRE I — Introduction.....	5
Matériel et méthodes.....	8
Localisation : 1° Pandharpur.....	12
2° Pashan.....	12
3° Jardin botanique.....	16
4° Laboratoire de Biologie.....	16
CHAPITRE II — Observations Morphologiques sur le Sporophyte.....	17
Généralités.....	17
Observations particulières.....	21
CHAPITRE III — La Spore.....	32
1° Spore adulte.. .. .	32
2° Germination.....	35
CHAPITRE IV — Formation du prothalle.....	38
1° Premiers stades de germination..	38
2° Prothalle mâle adulte.....	40
Structure interne.....	41
3° Prothalle femelle adulte.....	42
Structure interne.....	43
CHAPITRE V — Les régions méristématiques du gamétophyte.....	45
CHAPITRE VI — Structure et développement des organes sexuels.....	51
1° Archégone.....	51
2° Anthéridie.....	53
3° Discussion.....	55
CHAPITRE VII — Différenciation sexuelle dans le gamétophyte.....	60
CHAPITRE VIII — Résumé et conclusions.....	62
Explications des figures.....	67
Bibliographie.....	71

2^e THÈSE. — *Propositions données par la Faculté.*

I. Les Palmiers dans l'Inde.

II. Reproduction et sexualité chez les Organismes inférieurs.

Vu et approuvé :

Montpellier, 11 février 1935.

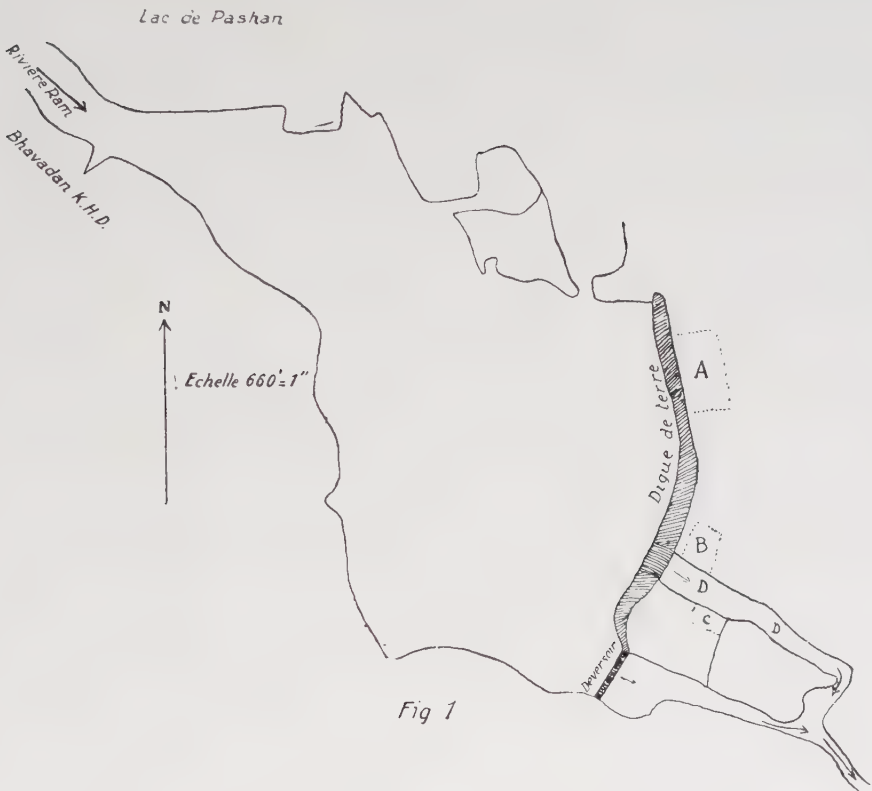
Le Doyen de la Faculté des Sciences,

M. GODECHOT.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Montpellier,

TAILLIART.



EQUISETUM



Fig 5

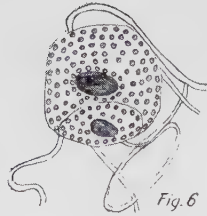


Fig.6



Fig 9



Fig 7



Fig 8



Fig.10



Fig.11

